Untersuchungen über die Chloroplastenbewegungen

von

K. Linsbauer und **Erna Abranowicz.**

(Mitgeteilt von **K. Linsbauer.**)

Aus dem pflanzenphysiologischen Institut der k. k. Universität in Wien.

(Mit 2 Doppeltafeln und 8 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 21. Jänner 1909.)

Angeregt durch Josing's Untersuchungen über den Einfluß des Äthers auf die Protoplasmaströmung, suchten wir die

---

[1] Die hier mitgeteilten Untersuchungen nahmen ihren Anfang in einem von mir geleiteten reizphysiologischen Praktikum; der experimentelle Teil wurde der Hauptsache nach von Frl. Erna Abranowicz durchgeführt, die Versuchsergebnisse gemeinschaftlich kontrolliert. Einzelne Versuche und Beobachtungen, welche im folgenden verwertet wurden, verdanken wir Herrn Dr. V. Vouk.

Die vorliegende Abhandlung, über welche ich auf dem Deutschen Naturforscher- und Ärztetag in Köln (1908) berichtete, lag bereits vorher fertig vor, doch verzögerte sich die Publikation, da wir sie im Herbste noch durch einige wichtige Experimente zu ergänzen gedachten; nachdem diese Absicht an der Ungunst der Witterung scheiterte, entschlossen wir uns zur Veröffentlichung der bisherigen Ergebnisse. Auf die inzwischen erschienenen sorgfältigen und umfangreichen Untersuchungen von G. Senn (II.) haben wir nur an den wichtigsten Stellen reflektiert, ohne im einzelnen auf übereinstimmende und trennende Anschauungen einzugehen, was eine weitgehende Umänderung und Erweiterung des vorliegenden Manuskriptes sowie eine große Zahl neuer Experimente bedurft hätte. Wir konnten darauf derzeit um so eher verzichten, als wir bei günstiger Jahreszeit unsere Versuche neuerdings aufzunehmen gedenken, wobei naturgemäß auf die kontroversen Ergebnisse besondere Rücksicht zu nehmen sein wird.

von ihm angewandte Methode auf die Bewegungserscheinungen der Chloroplasten in sinngemäßer Weise zu übertragen. Die von uns erzielten Ergebnisse machten es wünschenswert, einerseits die Rolle des Äthers näher zu untersuchen, andrerseits die gewonnenen Resultate zur Aufklärung der Chloroplastenumlagerung heranzuziehen, wozu manche neue experimentelle und anatomische Untersuchungen erforderlich waren.

Ehe wir ausführlicher auf die Ätherisierungsversuche eingehen, sollen in Kürze die Lagerungsverhältnisse der Chloroplasten in ihrer Beziehung zum Lichte dargestellt werden, wobei wir uns im Wesentlichen auf *Lemna trisulca* und *Funaria hygrometrica* beschränken. Beide Pflanzen, an welchen wir unsere Versuche hauptsächlich durchführten, stellen zwei der günstigsten Objekte zur Demonstration der Chloroplastenumlagerungen dar, auf welche bereits durch Borodin die Aufmerksamkeit gelenkt wurde.

Die Lagerungsverhältnisse der Chloroplasten.

Böhm, dem bekanntlich die Entdeckung der Chloroplastenbewegungen unter dem Einflusse wechselnder Beleuchtungsverhältnisse bei zahlreichen Sukkulenten zu danken ist, unterschied zwischen einer gleichmäßigen Verteilung der Chlorophyllkörner bei Kultur der Pflanzen »im Freien« und einer klumpenförmigen Anhäufung derselben an bestimmten Membranpartien, die sowohl bei direkter Insolation als auch bei völligem Lichtabschlusse sich einstellt. Durch die Untersuchungen von Famintzin, Borodin und Frank wurde bald eine große Anzahl von Pflanzen bekannt, welche ähnliche »Chlorophyllwanderungen« — wie Frank diese Erscheinung bezeichnete — aufweisen. Die genannten Forscher nahmen jedoch zunächst keinerlei Rücksicht auf die Wirkung direkter Insolation, stellten vielmehr ausschließlich das Verhalten der Chloroplasten in diffusem Lichte und im Dunkeln fest. Die beiden russischen Forscher unterschieden demnach zwischen einer Tages- und Nachtstellung; die erstere ist im allgemeinen durch die Ansammlung der Chloroplasten an den zur Oberfläche parallelen Zellenwänden charakterisiert (Flächenstellung),

während die letztere an der Ansammlung der Chlorophyllkörner an den zur Oberfläche senkrecht gerichteten Seitenwänden (Profilstellung) kenntlich ist. Frank, welcher auch an höheren Pflanzen und komplizierter gebauten Geweben analoge Stellungsverhältnisse beobachten konnte und die Umlagerung nicht allein durch Beleuchtungswechsel, sondern auch als Folge der Beeinflussung durch andere Agenzien, wie Verletzung, Temperaturextreme, Sauerstoffentzug, eintreten sah, bezeichnete die beiden charakteristischen Stellungen der Chloroplasten als Epi-, beziehungsweise Apostrophe. Im ersteren Falle liegen sie wenigstens vorwiegend auf den freien, d. h. an die Oberfläche oder an Interzellularen grenzenden Außenwänden, in letzterem hingegen an den zur Oberfläche senkrecht stehenden Fugenwänden. Frank entdeckte auch die Orientierung der Chloroplasten in ihrer Abhängigkeit von der Lichtrichtung, hielt aber diese Erscheinung für wesentlich verschieden von der »Chloroplastenwanderung«, wenngleich beide in bezug auf ihre Mechanik »auf das innigste« miteinander verwandt sind. Inzwischen hatte Borodin (II.) — wie schon früher Prillieux für *Selaginella* — den Nachweis erbracht, daß das Sonnenlicht im Gegensatze zur diffusen Beleuchtung in gleicher Weise wie Dunkelheit eine Profilstellung der Chloroplasten bedinge.

Während Frank Borodin's Entdeckung lebhaft anzweifelte, konnte Stahl dessen Beobachtungen vollinhaltlich bestätigen und erweitern. Er suchte den Nachweis zu führen, daß — im Gegensatze zu Frank — Epistrophe und orientierte Lagerung der Chloroplasten im wesentlichen analoge Vorgänge darstellen, indem beide von der herrschenden Lichtrichtung diktiert werden.

»Die Tagesstellung ist daher nur ein Spezialfall der allgemeinen Regel, daß die Chlorophyllkörner bei diffusem Lichte die zum Lichteinfall senkrechten Wandpartien bedecken.« Aber auch »die Anordnung der Körner bei intensivem Lichte« soll nach Stahl »nicht etwa unter einem bloß erregenden Einfluß des Lichtes stehen, durch welchen gewisse Umlagerungen von bestimmten Wandstellen an andere hervorgerufen würden, sondern direkt von der Richtung der Sonnenstrahlen bedingt« sein.

Diesem Komplex von Erscheinungen stellt Stahl Frank's Apostrophe gegenüber, die sich von der bei direkter Insolation auftretenden Profilstellung in gewissen Fällen auch in formaler Hinsicht unterscheide. »Die durch das Licht veranlaßten Chlorophyllwanderungen sind von der Richtung des Strahlenganges abhängig; bei der eher pathologischen Erscheinung der Apostrophe sind dagegen lediglich die anatomischen Verhältnisse für die Umlagerung von maßgebendem Einfluß.« In dieser Beziehung stimmt Stahl insofern mit Frank überein, als auch dieser in der Apostrophe »das Symptom einer geminderten Lebensenergie, eines Schwächezustandes, einer Erschlaffung« sieht.

Während sich Oltmanns im allgemeinen Stahl anschloß — auf Differenzen in den Anschauungen wird an anderer Stelle zurückzukommen sein — stellte Spencer le Moore (I.), dessen Arbeit uns leider nur in einem ausführlichen Referate in Just's Jahresbericht zugänglich ist, eine Reihe von Gesetzmäßigkeiten der Chloroplastenumlagerung fest, welche zum Teil mit Stahl in Widerspruch stehen. Er scheint keinen prinzipiellen Unterschied zwischen der im Sonnenlichte eingenommenen Profilstellung und der im Dunkeln auftretenden Apostrophe anzunehmen. Er überträgt daher den Frank'schen Terminus auch auf die im intensiven Lichte angenommene Chloroplastenstellung und unterscheidet sie als positive Apostrophe von der als negative Apostrophe bezeichneten Nachtstellung.

Die letztere ist jedoch keineswegs immer eine dauernde Gleichgewichtsstellung. Nach längerem Verweilen in der Dunkelheit gehen viele, wenn nicht alle Chlorophyllkörner an die freien (Oberflächen-) Wände über, sie kehren mit anderen Worten in die Epistrophe zurück. Speziell bei *Lemna trisulca*, die in gewisser Beziehung eine Ausnahme darstellt, sollen sich bei Verdunklung mehr als 50 Prozent der Körner zu den Seitenwänden bewegen, während der Rest sich gleichmäßig auf Ober- und Unterseite verteilt, ein Zustand, den Moore (II.) als Merostrophe bezeichnet. Stahl hat speziell das Verhalten von *Lemna trisulca* im Dunkeln in anderer Weise dargestellt. Hier sollen sich — diese Angabe ist auch in die meisten Lehrbücher übergegangen — im Dunkeln die

Chloroplasten in der einschichtigen Randzone in reiner Profilstellung befinden, während sie in der folgenden zweizelligen Schichte sich zum Teil an den Seitenwänden, zum Teil an der zur Oberfläche parallelen Innenwand anlagern. Gerade darin soll der Unterschied gegenüber der in der Sonne angestrebten Verteilung zum Ausdrucke kommen, nachdem bei dieser auch die Innenwand von Chloroplasten entblößt ist. Hier liegen also die Chloroplasten nur an den zur Oberfläche senkrecht stehenden Fugenwänden, dort hingegen sind sie über sämtliche Binnenwände verteilt. Einen ähnlichen Unterschied in beiden Stellungen gibt auch Senn für die Randzellen von *Funaria hygrometrica* an.

Nach unseren Beobachtungen liegt kein prinzipieller Unterschied zwischen Dunkel- und Sonnenstellung der Chloroplasten bei *Lemna trisulca* vor. Stahl's Dunkelstellung erscheint uns vielmehr ebenso wie Moore's Merostrophe nicht als Ausdruck einer spezifischen Chloroplastenverteilung, sondern als Resultat einer nach bestimmter Zeit auftretenden Zwischenstellung.

Es hängt wesentlich vom Zeitpunkte der Untersuchung ab, welche Chloroplastenverteilung man im Dunkeln antrifft. Wir finden, daß die Körner in allen Zellen bei Verdunkelung apostrophieren oder wenigstens die Tendenz hiezu aufweisen und nach einer gewissen Zeit eine mehr oder minder vollkommene Flächenstellung annehmen. Die Chloroplastenumlagerungen setzen jedoch nicht in allen Zellen gleichzeitig ein und erreichen nicht immer das angestrebte Ziel. Beginn und Dauer der Umlagerung ist eben nicht allein von den momentanen Bedingungen abhängig, sondern wird auch durch innere Faktoren wesentlich beeinflußt, die zum Teil durch den Gewebeverband, zum Teil durch das Vorleben bestimmt und modifiziert werden. Im allgemeinen reagieren bei *Lemna trisulca* die Randzellen am schnellsten. Sie überflügeln die übrigen beträchtlich bei der Annahme der Profilstellung im Lichte und haben bei andauernder Dunkelheit die negative Apostrophe bereits lange mit der Flächenstellung vertauscht, wenn die Zellen aus der Mitte des *Lemna*-Thallus noch immer Profilstellung aufweisen. Die Rückkehr der Chloroplasten in die

Epistrophe ist übrigens in hohem Maße von den begleitenden Umständen abhängig; sie beansprucht im Herbste oft mehrere Tage, während sie im Sommer wesentlich schneller vor sich geht.

Es ist von Interesse und wird uns später noch beschäftigen, daß auch Bildung und Ableitung der Assimilate in diesen Gewebepartien mit verschiedener Geschwindigkeit vor sich gehen, indem die Stärkebildung in den Randzellen zunächst im Vorsprunge ist, während umgekehrt nach Verdunkelung diese Zellen bereits stärkefrei geworden sind, wenn die mittleren Gewebsanteile noch reichlichst Assimilate führen.

Die Chloroplasten von *Funaria* nehmen bekanntlich bei Verdunkelung gleichfalls Profilstellung an. Den von Senn angegebenen Unterschied zwischen der Stellung bei direkter Insolation und Dunkelheit, der in den Randzellen darin seinen Ausdruck finden soll, daß im letzteren Falle die Chlorophyllkörner nur an den Fugenwänden stehen sollen, konnten wir nicht oder doch niemals ausgesprochen beobachten. Möglicherweise liegt es an dem uns zur Verfügung stehenden Material, das zwar üppig entwickelt, immerhin aber viel schmälere Blätter hatte als das von Senn benützte.[1]

---

[1] Senn spannte die Blättchen von *Funaria* zwischen Glimmerplättchen, in welche Fenster von 2 *mm* geschnitten waren, die von den Blättchen überdeckt wurden. Die Blättchen unserer Exemplare erreichten kaum 1·5 *mm* Breite.

Auf Grund des neuen Werkes von Senn untersuchten wir nochmals das Verhalten der Chloroplasten an möglichst gleichartigen Blättchen von *Funaria* im Dunkeln; einer der Versuche verlief wie folgt:

Tag der Aufstellung.	Diffuses Licht.	Dunkel.
12./X.	Flächenstellung.	Flächenstellung.
13./X.	»	Übergang zur Profilstellung.
14./X.	»	Profilstellung; Randzellen zeigen das Senn'sche Verhalten.
15./X.	»	Profilstellung; Randzellen nicht mehr nach Senn.
16./X.	»	Im oberen Blatteil und in den Randzellen deutliche Rückkehr in Flächenstellung. In den basalen Zellen noch Profilstellung.

Die Randzellen zeigten also nur vorübergehend, in anderen Fällen nur in der Minorität das Senn'sche Verhalten.

Der Einfluß des Äthers auf die Chloroplastenbewegung.

Versuche über den Einfluß des Äthers auf die Chloroplastenbewegung lagen bis vor kurzem nur von seiten Elfving's vor, welcher eine hemmende Wirkung desselben konstatierte. Senn, welcher diese Frage neuestens studierte, kommt zu wesentlich anderen Ergebnissen, welche er in folgenden Sätzen zusammenfaßt: »Der Äther schaltet die Empfindlichkeit für optimal phototaktische und für innere Reize schon bei einer Konzentration aus, welche die CO_2-Assimilation noch nicht aufhebt. Die Fähigkeit, auf ultraoptimale Lichtreize zu reagieren, geht dagegen gleichzeitig mit der CO_2-Assimilation verloren« (l. c. p. 196). »2% (Ätherwasser) sistiert die Wanderung in Epistrophe und Apostrophe; 3% sistiert die Parastrophe« (l. c. p. 283).

Es besteht somit ein »prinzipieller« Unterschied zwischen Plasmaströmung und Chloroplastenbewegung. Bezüglich der ersteren war Josing zu dem überraschenden Ergebnisse gelangt, daß sie unter der Wirkung des Äthers bestimmter Konzentration nur bei Lichtabschluß dauernd sistiert, im Lichte hingegen alsbald wieder aufgenommen wird, während normalerweise die Rotation im Lichte und im Dunkeln annähernd gleich schnell vor sich geht.

Um den Einfluß des Äthers auf die Umlagerung der Chloroplasten kennen zu lernen, gingen wir in analoger Weise vor wie Josing. Als Untersuchungsmaterial diente fast ausschließlich *Lemna trisulca*, das uns stets in reichlichem Maße zur Verfügung stand. Wir gestatten uns, an dieser Stelle der Leitung der Wiener biologischen Versuchsanstalt, insbesondere Herrn L. v. Portheim für die Beschaffung des nötigen Materials unseren verbindlichsten Dank zu sagen.

Zu jeder Versuchsserie wurde unmittelbar vor dem Gebrauche ein größeres Quantum der gewünschten Ätherlösung in Wasser hergestellt und unter luftdichtem Verschlusse aufbewahrt. Die Angaben über die benützten Ätherdosen beziehen sich stets auf Volumprozente. Eine Anzahl unversehrter *Lemna*-Thalli kamen in einen Hängetropfen, der der frisch bereiteten Lösung entnommen wurde. Der Boden der kleinen feuchten

Kammer wurde gleichfalls einige Millimeter hoch mit derselben Ätherlösung beschickt und das den Hängetropfen tragende Deckgläschen auf den rauhen, mit Vaselin eingefetteten Rand der feuchten Kammer aufgedichtet. Das so adjustierte Objekt wurde unter eine kleine, auf eine Glasplatte aufgeschliffene und mit Vaselin gedichtete Glasglocke gebracht, in welche gleichzeitig eine offene Schale, welche Ätherwasser derselben Konzentration enthielt, eingebracht wurde. Natürlich mußte möglichst schnell operiert werden, um einen Ätherverlust tunlichst zu vermeiden. Wir konnten auf diese Weise tatsächlich eine Verflüchtigung des Äthers aus dem Hängetropfen vermeiden, wenngleich allerdings eine absolute Konstanz der Ätherkonzentration trotz aller aufgewendeten Mühe nicht garantiert war. Da es uns jedoch auf eine genaue Dosierung des Äthers nicht ankam, erfüllte die Methode ihren Zweck in hinreichendem Maße. Natürlich konnte eine wiederholte Kontrolle des einmal im Gange befindlichen Versuches nicht gut durchgeführt werden, da mit dem Öffnen der feuchten Kammern zweifellos ein zu großer Ätherverlust verbunden gewesen wäre.

Wir gingen zunächst von der Flächenstellung der Chloroplasten aus. Nachdem wir uns von dem Eintritte der Epistrophe überzeugt hatten, wurden die Pflanzen in $1^0/_0$ Ätherwasser übertragen und nach einer etwa $^1/_2$stündigen Einwirkung aus diffusem Lichte zum Teil in direktes Licht übertragen, zum Teil mit einem dunklen Rezipienten überdeckt. Selbstverständlich wurden an denselben Orten Kontrollversuche aufgestellt, zu welchen die Pflanzen in genau gleicher Weise adjustiert wurden mit dem Unterschiede, daß an Stelle der Ätherlösung Brunnenwasser in Anwendung kam. Durch Vorversuche hatten wir uns überzeugt, daß bei Konstanz der Lichtverhältnisse der Äther die herrschende Chloroplastenverteilung nicht beeinträchtigt.

Die ätherisierten Pflanzen wurden erst dann einer Untersuchung unterzogen, nachdem die Kontrollpflanzen positive, beziehungsweise negative Apostrophe aufwiesen. Es ergab sich zunächst, daß die Dunkelpflanzen durch die Einwirkung des Äthers an der Annahme der Profilstellung gehindert waren. Es wurden

in der Folge noch zahlreiche analoge Versuche durchgeführt und über verschieden lange Zeiträume ausgedehnt; stets blieben die Körner dauernd epistrophiert, jede Bewegung blieb sistiert. Im Lichte schien jedoch der Äther auf die Chloroplastenbewegung gänzlich ohne Einfluß zu sein; die Annahme der Profilstellung ging ganz normal vonstatten. Die Ätherwirkung machte sich erst bei genauerer Beobachtung dadurch bemerklich, daß sie die Chloroplastenbewegung geradezu beschleunigte. Bei einer bestimmten äußeren Intensität benötigten z. B. die ätherisierten Pflanzen nur 20 Minuten, um die vollkommene Profillage der Chloroplasten zu erzielen, während die Kontrollpflanzen etwa die doppelte Zeit zur Erreichung desselben Effektes brauchten.

Diese Ergebnisse, welche durch zahlreiche zu übereinstimmenden Resultaten führende Versuche gesichert wurden, stehen mit den Josing'schen Befunden im besten Einklange.

Anders fielen allerdings die Resultate aus, wenn dem Äther nicht wie in den bisher beschriebenen Versuchen Gelegenheit geboten war, längere Zeit auf die Pflanzen einzuwirken, diese vielmehr sofort nach Übertragung in Ätherwasser zum Versuche benützt wurden. In diesem Falle konnte auch bei Lichtabschluß noch die Dunkelstellung erreicht werden, was um so auffälliger ist, als man doch gewohnt ist, die Wirkung des Äthers auf das Plasma infolge seiner leichten Diosmierbarkeit als eine fast momentane zu betrachten. Dieses Ergebnis führte zur Vermutung, daß die Ätherwirkung in unserem Falle keineswegs in einer direkten Beeinflussung des Plasmas, dasselbe anästhesierend oder exzitierend, zu suchen ist, daß vielmehr der Ablauf irgendeines Prozesses, der mit der Umlagerung der Chloroplasten im Zusammenhange steht, in bestimmter Weise verändert und dadurch indirekt die Chloroplastenbewegung beeinflußt wird.

Daß das Unterbleiben der Umlagerung bei Lichtentzug nicht auf eine anästhesierende Wirkung des Äthers zurückgeführt werden kann, geht übrigens auch aus folgendem Versuche hervor. Wurde die ätherisierte Dunkelpflanze, deren Bewegung sistiert worden war, in direktes Sonnenlicht übertragen, so machte sich dessen Einfluß alsbald in der Annahme

der normalen Profilstellung geltend. Wurde die Dunkelpflanze in reines Brunnenwasser übertragen, so erreichte sie ebenso normal wieder die negative Apostrophe. Diese Versuche entkräften auch den etwaigen Einwand, daß mit der kombinierten Wirkung von Äther und Dunkelheit eine dauernde Schädigung verbunden wäre.

Bei einer anderen Versuchsreihe wurde die Ätherisierung im Zustande der positiven Apostrophe durchgeführt und die derartig behandelten Objekte in diffuses Licht und ins Dunkle übertragen. In beiden Fällen blieb die Profilstellung dauernd erhalten. Der Äther beschleunigt demnach und erhält gleichzeitig einen Prozeß, der im Lichte zur Profilstellung der Chloroplasten führt.

Es war natürlich von vorneherein anzunehmen, daß nicht alle Ätherkonzentrationen in gleicher Weise wirksam sein würden. Es wurden zur flüchtigen Prüfung dieser Frage *Lemna*-Pflanzen der Reihe nach in $^1/_4$, $^3/_{10}$, $^5/_{10}$ und $1^0/_0$ Ätherlösung übertragen und nach entsprechender Zeit direkter Insolation ausgesetzt. Nach 20 Minuten war in den beiden schwächeren Konzentrationen fast noch reine Flächenstellung erhalten, während die Exemplare in 0·5 prozentiger Lösung starke Annäherung an Profilstellung zeigten, die in $1^0/_0$ Ätherlösung bereits vollkommen erreicht war. Erst nach 40 Minuten wiesen sämtliche Präparate in gleicher Weise Profilstellung auf. Höhere Ätherkonzentrationen schädigen bereits in der Regel die *Lemna*-Zelle, was sich in einer Ansammlung der Chloroplasten in den Zellecken kundgibt. Die von uns in Anwendung gebrachte 1-prozentige Ätherlösung dürfte im allgemeinen die für die Versuche günstigste Konzentration darstellen.[1]

Beziehung zwischen Ätherwirkung und osmotischem Druck.

Es war unsere nächste Aufgabe, eine Vorstellung über die Wirkungsweise des Äthers zu gewinnen. Einige Vorversuche

[1] Eine durchwegs bindende Angabe läßt sich übrigens kaum machen, da der Grad der Ätherwirkung, wie wir des öfteren erfuhren, von der Vitalität der zum Versuche dienenden Individuen, ihrem Ernährungszustand und zweifellos noch von anderen zum Teil unkontrollierbaren Faktoren abhängt.

veranlaßten uns, den Einfluß des Äthers auf den Turgor zu untersuchen. Wurden Algen, wie *Spirogyra, Mougeotia* etc., der Plasmolyse unterworfen, so konnte diese bei Zusatz von 1 % Äther zum Plasmolytikum im Lichte bald wieder rückgängig gemacht werden.

Lemna-Pflänzchen wurden nun zunächst in 1 Mol KNO_3 eingelegt und, sobald sich eine deutliche Plasmolyse bemerkbar gemacht hatte, in eine gleich konzentrierte Salpeterlösung übertragen, der 1 % Äther zugesetzt worden war. Die Versuchsanstellung blieb dieselbe wie bei gewöhnlichen Ätherisierungsversuchen mit dem Unterschiede, daß für den Hängetropfen eine ätherhältige Salpeterlösung benützt wurde.

Lassen wir zunächst die bei Lichtabschluß durchgeführten Versuche beiseite, so ergab sich, daß die Plasmolyse im diffusen Tageslichte unversehrt erhalten blieb, während sich bei direkter Insolation bald ein Rückgang bemerkbar machte, der nach mehreren Stunden bis zu einem völligen Anlegen des Plasmaschlauches an die Zellwand führte oder bei allzustarker Plasmolyse wenigstens eine Annäherung an den normalen Zustand bewirkte.[1]

Diese wiederholt sichergestellte Tatsache, welche eine unverkennbare Analogie zum Verhalten der Chloroplasten bei Ätherwirkung aufwies, ließ eine mehrfache Deutung zu. Es konnte zunächst daran gedacht werden, daß durch den Einfluß des Äthers die Hautschichte des Plasmas für das Plasmolytikum permeabel wird, so daß auf diesem Wege ein Stoffausgleich und ein Ausgleich des osmotischen Druckes sich hätte einstellen können. Eine solche Steigerung der Permeabilität ist

[1] Zu unserer Befriedigung erfuhren wir aus einem vorläufigen Berichte über einen Vortrag K. Richter's (I.), daß derselbe auf ganz anderem Wege gleichfalls eine Turgorsteigerung als Folge der Einwirkung narkotischer Mittel nachwies.

Dem ausführlicheren Vortrage Richter's über diesen Gegenstand am Kölner Naturforschertag (1908) ist zu entnehmen, daß Richter eine Turgorsteigerung unabhängig vom Lichteinflusse beobachtete; seine Objekte (Knollen, Keimlinge etc.) waren aber von vorneherein schon im Besitze von Reservestoffen. Hier beeinflußten die Narkotika offenbar den Abbau der Assimilate, während in unserem Falle Synthese und Abbau unter dem verändernden Einflusse des Äthers stand.

jedoch bei Ätherwirkung bisher nicht bekannt geworden. Pfeffer (I.) wies vielmehr wenigstens für Anilinfarbstoffe nach, daß Austausch und Speicherung durch Anästhetika nicht beeinträchtigt wird. Einige diesbezügliche Versuche mit Anthokyanlösungen, welche wir durchführten, zeigten auch, daß die Impermeabilität des Plasmas für diesen Farbstoff durch Anwesenheit von Äther nicht beeinflußt wird. Kommt diesen Versuchen auch keine volle Beweiskraft mit Bezug auf das angewandte Plasmolytikum zu, so trifft die Annahme einer gesteigerten Permeabilität als Wirkung des Narkotikums schon deshalb nicht zu, weil sonst auch im diffusen Lichte (und im Dunkeln) die Durchlässigkeit hätte erhöht werden müssen. Eine derartige Wirkung eines Stoffes, der überdies wie Äther außerordentlich schnell in die Zelle eindringt, müßte sich wohl auch bereits in kürzerer Zeit bemerkbar machen.

Eine andere Erklärungsmöglichkeit bietet die Annahme, daß der Turgor in der ätherisierten Zelle im kräftigen Lichte eine Steigerung erfährt. Es könnte etwa bei gleichbleibender Assimilationsstärke die normale Ableitung osmotisch wirksamer Assimilate mehr oder minder gehemmt werden. Dafür sprechen die Befunde von Puriewitsch und Fr. Czapek. Ersterer zeigte bekanntlich, daß bei Ätherisierung die Entleerung der Reservestoffe aus den Endospermen unterbleibt; letzterer fand unter denselben Umständen die Ableitung der Assimilate gehemmt. Es könnte aber auch ohne Änderung der Permeabilitätsverhältnisse die Produktion osmotischer Substanz im Lichte etwa durch gesteigerte Assimilation gefördert werden. Die erstere Eventualität dürfte jedoch ebenfalls nicht zutreffen oder doch nicht allein maßgebend sein, da sonst der Unterschied im Verhalten ätherisierter Pflanzen bei diffusem und Sonnenlichte unverständlich bliebe. Zweifellos erfolgt auch eine Ableitung autochthoner Stärke trotz der Ätherisierung; ob und in welchem Grade der zeitliche Reaktionsablauf verändert wird, konnten wir bisher nicht mit Sicherheit feststellen.

Die zweiterwähnte Eventualität findet in dem Ergebnisse einer Versuchsreihe eine Stütze, welche vergleichend mit *Lemna trisulca*, Blättern von *Elodea* und einer chlorophyllfreien Epidermis einer *Maranta* spec. durchgeführt wurde.

Die Objekte wurden in gewohnter Weise plasmolysiert, hierauf in das 1⁰/₀ Äther enthaltende Plasmolytikum gleicher Konzentration übertragen und dem direkten Lichte ausgesetzt. Während nach einigen Stunden bei *Lemna* die Plasmolyse vollständig ausgeglichen, bei *Elodea* wenigstens nahezu zurückgegangen war, blieb sie in den Epidermiszellen nach wie vor erhalten. Ein Zusammenhang mit der Assimilationstätigkeit ist demnach unverkennbar.

Wenn der Rückgang der Plasmolyse auf einer durch die Wirkung des Äthers gesteigerten Assimilationstätigkeit beruht, so müßte sich auch ein Einfluß der Lichtfarbe konstatieren lassen. Ein diesbezüglicher (im Sommer durchgeführter) Versuch, welcher unter Senebier'schen Glocken angestellt wurde, verlief in folgender Weise.

Lemna trisulca mit $^3/_{10}$ Mol KNO_3 plasmolysiert.

	+ 1% Äther		ohne Äther	
	rot	blau	rot	blau
a.	vollständiger Rückgang	starke Plasmol. erhalten	teilweiser Rückgang	Plasmolyse erhalten
b.	Rückgang	starke Plasmol. erhalten	Rückgang	Plasmolyse erhalten

Ein Rückgang der Plasmolyse war demnach tatsächlich nur im roten Lichte eingetreten. Äther hatte in einem Falle *(a)* die Wirkung unverkennbar gesteigert, während im zweiten Falle *(b)* eine solche Differenz, wahrscheinlich wegen zu später Kontrolle nicht zu beobachten war. Die stark brechbaren Strahlen hatten jedoch auf den Rückgang der Plasmolyse keinen Einfluß.

Den gehegten Erwartungen entsprechend verlief auch folgende Versuchsserie. (Winter 1907.)

Lemna trisulca verblieb in 1 prozentiger Ätherlösung zirka 7 Stunden.

I. Im Sonnenlichte. II. Im diffusen Tageslichte.

Die nun durchgeführte Plasmolyse mit $^3/_{10}$ Mol KNO_3 ergab.

	I	II
a)	schwache Plasmolyse	stärkere Plasmolyse
b)	keine Plasmolyse	schwache Plasmolyse

Von der durch Äther beschleunigten Assimilationstätigkeit im direkten Lichte kann man sich übrigens auch unmittelbar durch die Sachs'sche Jodprobe überzeugen. Wir fanden in der Regel in den ätherisierten Objekten eine reichlichere Stärkeansammlung vor als in den Kontrollpräparaten.[1] Es scheint aber die Quantität der bereits vor dem Ätherisieren vorhandenen Stärke auf die Wirkung des Äthers von großem Einflusse zu sein, so daß unter Umständen dieselbe Dosis, welche bei bestimmten Beleuchtungsverhältnissen eine beschleunige Wirkung ausübt, auf andere Individuen, welche sich unter anderen Bedingungen entwickelten, einen schädlichen Einfluß äußert. Diese und ähnliche Vermutungen, welche zum Teil Kegel bereits in seiner oben zitierten Arbeit behandelte, bedürfen jedoch noch weiterer eingehender Untersuchungen, die bisher noch nicht zum Abschlusse gelangten. Auch die Wirkung des Äthers auf die Synthese, beziehungsweise Abbau und Ableitung der Assimilate bleibt einer künftigen Untersuchung vorbehalten.

Unsere Untersuchungen haben jedoch für die vorliegende Frage zwei wichtige Tatsachen zweifellos festgestellt:

1. Äther wirkt auf den Rückgang der Plasmolyse in analoger Weise ein wie auf die Chloroplastenbewegung, indem beide Prozesse unter seinem Einflusse sich nur bei direkter Insolation abspielen.

---

[1] Auch Kegel glaubte mit Hilfe der Gasblasenmethode eine Steigerung der Assimilationsenergie durch bestimmte Ätherdosen nachweisen zu können. Schröder konnte zwar einwandfrei nachweisen, daß sich Kegel durch ein Austreiben der Interzellularenluft täuschen ließ, wenn er hohen Ätherkonzentrationen eine assimilationsfördernde Wirkung zuschrieb. Für schwächere Konzentrationen (zirka 1%) braucht jedoch dieser Einwand nicht zu gelten. Einige orientierende Versuche zeigten eine ganz energische Förderung des Blasenstroms unter dem Einflusse von 1% Ätherwasser, der sich ausschließlich von einer gewissen Beleuchtungsintensität an einstellte und demnach offenbar nicht auf einem bloßen Entweichen der Interzellularenluft beruhen dürfte.

2. Unter dem Einflusse einer Ätherlösung von bestimmter Konzentration tritt im direkten Lichte eine Turgorsteigerung ein, die wenigstens zum Teil mit einer gesteigerten Assimilationstätigkeit im Zusammenhange steht.

Beziehung zwischen Apostrophe und Turgorsteigerung.

Durch diese Befunde waren wir natürlich zur Vorstellung gedrängt, daß zunächst die bei direkter Insolation auftretende (positive) Apostrophe auf gesteigerter Kohlensäureassimilation, beziehungsweise auf einer Turgorzunahme beruhe. In diesem Falle ließe sich die beschleunigende Wirkung des Äthers im Sonnenlichte in analoger Weise wie der Rückgang der Plasmolyse erklären. Es war daher vor allem erforderlich zu untersuchen, ob die positive Apostrophe nur unter den Bedingungen der Kohlensäureassimilation, beziehungsweise der Turgorsteigerung sich einstelle.

a) Einfluß der Zuckerassimilation im Dunkeln.

Wenn im direkten Lichte eine infolge gesteigerter Kohlensäureassimilation bewirkte Turgorerhöhung eine Profilstellung der Chloroplasten bedingt, so war zu erwarten, daß bei einer Ernährung der Pflanzen mit Zuckerlösung auch im Dunkeln eine Steigerung des Turgors sich einstellen dürfte, deren Folge in einer dauernden Profilstellung der Chloroplasten zum Ausdruck kommen müßte, während bei Mangel an organischer Nahrung sie normalerweise nach einiger Zeit einer Flächenstellung weichen sollte.

Wir übertrugen *Lemna*-Pflänzchen in eine 5prozentige Lösung von Traubenzucker. Die Objekte blieben tagelang bei völligem Lichtabschlusse stehen. Die von Zeit zu Zeit entnommenen Proben wiesen tatsächlich unseren Erwartungen entsprechend stets Profilstellung auf und hatten natürlich auch reichlich Stärke angehäuft, während in den Kontrollversuchen die Chloroplasten aus der Profilstellung stets in Epistrophe zurückkehrten.

b) Einfluß von CO_2-Entzug.

Josing fand, daß CO_2-Entziehung auf die Plasmaströmung den gleichen Einfluß ausübt wie Ätherzusatz, daß sie nämlich

im Dunkeln sistiert, im Lichte jedoch reaktiviert wird. Zusatz einer nicht flüchtigen Säure bewirkt hingegen auch im Dunkeln eine Fortdauer der Plasmaströmung; da überdies die Wirkung des CO_2-Entzuges auf chlorophyllfreies Plasma dieselbe ist wie auf chlorophyllhältiges, so folgt daraus, daß der Wiedereintritt der Strömung im Lichte mit der CO_2-Assimilation in keinem Zusammenhange steht.

Die Wirkung des CO_2-Entzuges auf die Chloroplastenbewegung machte sich hingegen in einer wesentlich anderen Weise geltend. Zunächst wurden eine Anzahl Vorversuche nach der von Josing angewandten Methode durchgeführt. Die zu untersuchenden Objekte, deren Chloroplasten im Tageslichte epistrophiert waren, kamen in den Hängetropfen einer Glaskammer, deren Boden mit einer konzentrierten Lösung von KOH beschickt war, und wurden nach einiger Zeit in dieser Adjustierung dem Sonnenlicht und der Dunkelheit ausgesetzt.[1] Es ergab sich übereinstimmend, daß im Dunkeln die Profilstellung in normaler Weise angenommen wurde, während bei direkter Insolation die Bewegungstätigkeit sistiert blieb.

Wurde *Lemna* in ausgekochtes, mit Öl überschichtetes Wasser eingelegt, so trat allerdings unter allen Umständen Profilstellung ein, entsprechend den bereits von Frank durchgeführten Versuchen. Es könnte jedoch diese Stellung sowohl auf den Mangel an CO_2 wie auf O-Mangel, wie es Frank annahm, zurückzuführen sein. Zur Entscheidung der Frage leiteten wir einige Minuten einen O-Strom durch das ausgekochte Wasser, worauf sich im direkten Lichte nach $1^1/_2$ Stunden wieder die Flächenstellung einstellte.

Da den Pflanzen im Hängetropfen immerhin etwas in Wasser gelöste CO_2 zur Verfügung stehen mußte, zu deren Verbrauch einige Zeit nötig war, brachten wir auch *Lemna* in absolut feuchtem Raum auf gut durchfeuchtetem Organtin in ein mit wässeriger KOH-Lösung oder besser noch mit KOH durchtränktem Sand gefülltes, gut verschließbares Gefäß, wobei natürlich ein direkter Kontakt mit der Flüssigkeit vermieden wurde. Die Pflänzchen hielten sich in der feuchten

[1] Diese Versuche wurden von Herrn Dr. V. Vouk durchgeführt.

Atmosphäre während der Versuchsdauer vollkommen frisch. Eine nach $1^1/_2$ Stunden durchgeführte Prüfung ergab, daß die konform adjustierten Kontrollexemplare Profilstellung aufwiesen, während die im CO_2-freien Raum befindlichen Versuchspflanzen noch in Flächenstellung verharrten. Gleiche Versuche wurden auch mit *Funaria* durchgeführt, die aber nur dann die Flächenstellung bei CO_2-Entzug im direkten Lichte beibehielten, wenn sie in stärkefreiem Zustand benützt wurden; auch bei *Lemna* dürfte zum Gelingen des Experimentes ein geringer Stärkegehalt oder vollkommener Stärkemangel Bedingung sein.[1]

c) Einfluß der Lichtqualität auf die Annahme der Profilstellung.

Über die Beeinflussung der Chloroplastenstellung durch die Lichtfarbe liegen bereits Versuche von Borodin vor, denen zufolge das rote Licht wie Dunkelheit wirke, während blaues Licht in gleicher Weise wie (zerstreutes) Tageslicht Flächenstellung der Chloroplasten bedinge. Diese Beobachtung, welche auch von Schmidt bestätigt wurde, erweiterte Frank dahin, daß sich in beiden Fällen trotz der angestrebten Profil- beziehungsweise Flächenstellung die Lichtrichtung geltend mache, indem die Chloroplasten die vom Lichte getroffenen Seiten der Zellen bevorzugen. Die schwach brechbaren Strahlen wirken dabei allerdings gegenüber den stark brechbaren nur unbedeutend orientierend, beide Lichtqualitäten stehen jedoch dem Tageslicht an Wirksamkeit nach.

Unter Beziehung auf diese vier Versuche bemerkt Pfeffer (II, II. Bd., p. 785): »Die Orientierung der Chlorophyllkörper kann aber nicht wohl durch die assimilatorische Tätigkeit bedingt sein, da jene, analog wie andere tropistische Reaktionen, fast allein durch die stärker brechbaren Strahlen hervorgerufen wird, also nicht durch die schwächer brechbaren, denen gerade die ansehnlichste assimilatorische Wirkung zukommt.«

---

[1] Senn kommt in seinem neuesten Werke auf Grund seiner Versuche zu einem völlig abweichenden Resultat. Er findet: »Alle photischen Verlagerungen werden in CO_2-freier Luft in gleicher Weise vollzogen wie in CO_2-haltiger«. (l. c., p. 177).

Die vorliegenden Beobachtungen über den Einfluß der Lichtqualität auf die Chloroplastenbewegungen beziehen sich jedoch durchwegs nur auf Epistrophe sowie auf die orientierte Ansammlung der Chloroplasten und gestatten daher keinen Schluß auf die Bedeutung der Lichtqualität für die Annahme der Profilstellung im direkten Lichte.

Wir führten eine Anzahl diesbezüglicher Versuche unter Senebier'schen Glocken aus, die teils mit Kaliumbichromat, teils mit Kupferoxydammoniak gefüllt waren; sie führten jedoch nur in den Sommermonaten bei günstigen Beleuchtungsintensitäten zu übereinstimmenden Resultaten, während sie bei andauernd schwachen Intensitäten einen anderen Verlauf nahmen. Dazu kommt, daß nur gleichalterige Thalli und auch an diesen nur jeweilig gleiche Blattpartien untereinander vergleichbar sind. Unsere Versuche führten zu dem Ergebnisse, daß sowohl im roten wie im blauen Lichte mit und ohne Ätherbehandlung Profilstellung angenommen wurde. In einem Falle kehrten die Chloroplasten nach mehreren Stunden im blauen Lichte (ohne Äther) wieder in Flächenstellung zurück, während im roten Lichte dauernd Profilstellung beibehalten blieb. Im blauen Lichte war demnach die gleiche Stellungsveränderung vor sich gegangen wie bei völligem Lichtabschluß, während die assimilatorisch wirksamen, schwach brechbaren Strahlen eine positive Apostrophe veranlaßten. Daß in ätherisierten Objekten unter der blauen Glocke eine Rückkehr in die Flächenstellung nicht erfolgte, kann nicht überraschen, da wir auch sonst erfuhren, daß Profilstellung unter dem Einfluß des Äthers erhalten bleibt.

War dieser letzterwähnte Versuch zwar mit einer Anzahl von Individuen durchgeführt, so wäre doch eine größere Zahl von Experimenten nötig gewesen, um das Ergebnis für beweisend zu halten, um so mehr als nach Senn gerade das rote Licht wie Dunkelheit wirken soll; leider scheiterten gerade diese Versuche an der Ungunst äußerer Verhältnisse.

Wenngleich also noch weitere Versuche ausstehen, so stimmen doch die sub *a* bis *c* vorgeführten Beobachtungen untereinander gut überein und verleihen der Annahme mindestens eine sehr große Wahrscheinlichkeit, daß die

positive Apostrophe nur bei gesteigerten Assimilationsbedingungen, beziehungsweise bei einer dadurch bedingten Turgorzunahme auftritt.

Ob die Profilstellung jedoch in allen Fällen mit einer Turgorerhöhung im Zusammenhange steht, können wir bisher nicht mit völliger Sicherheit angeben. Daß dies bei Ernährung mit Zucker im Dunkeln der Fall ist, erscheint wohl zweifellos. Plasmolyseversuche mit verdunkelter *Lemna* ergaben zunächst ganz widersprechende Resultate, wodurch wir auf die Idee gebracht wurden, daß ein Zusammenhang mit der Quantität der vorhandenen Assimilate bestehen dürfte. Tatsächlich erfolgte in den Wintermonaten eine Rückkehr der im Dunkeln apostrophierten Körner in Epistrophe viel langsamer als im Sommer nach vorhergehenden günstigen Assimilationsbedingungen. Für diesen Zusammenhang spricht unter anderem auch die bereits oben erwähnte Tatsache, daß in den Randzellen von *Lemna*, aus denen die Stärke zunächst verschwindet, die negative Apostrophe bald in Epistrophe übergeht, während in den mittleren Gewebepartien noch lange hindurch Stärke nachweisbar ist und auch Profilstellung der Chloroplasten weitaus länger erhalten bleibt.

Dafür, daß die im Dunkeln auftretende Profil-, beziehungsweise Flächenstellung mit einer Turgorzu-, beziehungsweise -abnahme Hand in Hand geht, scheinen jedoch folgende Versuche zu sprechen, welche ich unserem Versuchsprotokoll entnehme:

I. *Lemna* aus diffusem Lichte. Chloroplasten in Flächenstellung. Mit $^3/_{10}$ Mol KNO_3 nach 2 Minuten deutliche Plasmolyse.

$1^1/_2$ Stunden verdunkelt: — Apostrophe. Mit $^3/_{10}$ Mol KNO_3 nach 15 Minuten noch keine Plasmolyse erkennbar.

II. Material wie im vorigen Versuch. Nach 24 Stunden untersucht

a) im direkten Lichte:	*b)* im Dunkeln:
Profilstellung.	Flächenstellung.
Mit $^3/_{10}$ Mol KNO_3 nach 1 Stunde noch keine Plasmolyse.	Mit $^3/_{10}$ Mol KNO_3 nach wenigen Minuten stark plasmolysiert.

III. Dasselbe Material. Verdunkelt.
Nach 24 Stunden Annäherung an Profilstellung. $^3/_{10}$ Mol KNO_3 plasmolysiert nicht mehr.
Nach 48 Stunden Annäherung an Flächenstellung.[1] Plasmolyse mit $^3/_{10}$ Mol KNO_3 wieder möglich.

IV. *Lemna* in Profilstellung aus dem Sonnenlichte. Keine Plasmolyse mit $^3/_{10}$ Mol, wohl aber mit $^5/_{10}$ Mol KNO_3. Nach 24stündiger Verdunklung Annäherung an Flächenstellung. Plasmolyse mit $^3/_{10}$ Mol möglich.

Ist durch diese Versuche wohl ein Zusammenhang zwischen Turgorhöhe und Chloroplastenstellung bei Lichtabschluß wahrscheinlich gemacht, so fehlen einstweilen Versuche über die Turgorschwankung bei Verletzungen, O-Mangel und im Zustande der Seneszenz, in welchen Fällen Frank stets den Eintritt der Apostrophe beobachtete, noch gänzlich.

Zur Mechanik der Chloroplastenbewegung.

Die Erkenntnis der Bedingungen der Chloroplastenbewegung läßt weder einen direkten Schluß auf die Mechanik der Bewegung zu, noch läßt sie erkennen, welchen Anteil Chloroplasten und Protoplasma an der Bewegung nehmen. Gerade über diesen Punkt besteht seit langem eine Kontroverse.

Die von Sachs vertretene Anschauung, daß die Bewegung der Chloroplasten rein passiv durch die Bewegungstätigkeit des Protoplasmas, welche durch einen Lichtwechsel ausgelöst würde, vor sich gehe, suchte Frank eingehender zu begründen. Er stützte sich vor allem auf die Analogie mit den Chloroplasten von *Elodea*, *Vallisneria* und *Sagittaria*. Hier erkennt man bei Beginn der Bewegung, den Frank außerordentlich anschaulich und zutreffend beschreibt, einen unverkennbaren Zusammenhang zwischen Chloroplasten- und Plasmabewegung. »Es ist überaus deutlich, daß diesen Anhäufungen von Chlorophyllkörnern eine

[1] Daß der Eintritt der negativen Apostrophe und die Rückkehr in Flächenstellung oft nur Stunden, bisweilen Tage erfordert, dürfte, wie oben erwähnt, mit der Quantität der Assimilate zusammenhängen.

Häufung schleimigen Protoplasmas an diesen Stellen entspricht: es ziehen sich unverkennbar Teile des bis dahin gleichmäßig verbreiteten Protoplasmas zu dünneren oder dickeren Ballen oder zu Strängen zusammen und die eingebetteten Chlorophyllkörner werden dabei passiv mit von ihrer Stelle gerückt« (l. c., p. 298). Zudem zeigen unter Umständen »vergeilte« Chlorophyllkörner sowie Stärkekörner dieselben Ortsveränderungen wie normale Chloroplasten.

Gegen diese Beweisführung wandte sich Velten in seiner bekannten Abhandlung »Aktiv oder passiv?« und machte vor allem geltend, das trotz der übereinstimmenden Bewegungsrichtung von Chloroplasten und Plasma der Schluß nicht berechtigt sei, »daß das Chlorophyllkorn nicht imstande ist, selbst Kräfte in Freiheit zu setzen, die seine eigene Substanz in Bewegung bringen« (l. c., p. 80). Velten glaubte, wenigstens für die Chlorophyllkörner von Charenzellen ein selbständiges Bewegungsvermögen nachweisen zu können, indem ihm ihre wechselnde Rotationsrichtung und -geschwindigkeit unabhängig vom Plasmastrome schien. Daß auch diesen Befunden keine Beweiskraft zukomme, wurde bereits von Pfeffer betont. Gegen Frank läßt sich jedoch noch ein anderer schwerwiegender Einwand vorbringen. Die Bewegungen der Chloroplasten unterscheiden sich bei manchen Pflanzen ganz wesentlich voneinander. Frank selbst äußert sich diesbezüglich (l. c., p. 298): »In geraden Bahnen, direkt dem Ziele zu und immer unter der Zellwand hin rutschen die Chlorophyllkörner bei den Moosen, Lebermoosen, Farnprothallien und wahrscheinlich auch bei den Crassulaceen. Sehr verschieden hiervon und weit komplizierter sind die Vorgänge bei *Elodea*, *Vallisneria* und *Sagittaria*, bei denen, wie oben gezeigt wurde, die Chlorophyllkörner zunächst eine Zeitlang in besonders sich bildenden, Ort, Form und Richtung ändernden Plasmaströmen in der Zelle ziellos umgeführt werden.« Bei derartigen äußerlichen Verschiedenheiten kann eine am zweiten Typus gemachte Beobachtung nicht ohneweiters verallgemeinert werden. Plasmabewegungen wurden jedoch ausschließlich bei diesem Typus beobachtet und vorausgesetzt, daß sie beim ersten Typus wegen der »Homogeneität des

Plasmas« nur nicht erkennbar wären. Stahl vertritt gleichfalls den Frank'schen Standpunkt[1] und bemerkt ausdrücklich (l. c., p. 351): »Ich glaube, daß die in diesem Abschnitt mitgeteilten Tatsachen zur Bekräftigung dieser Annahme beitragen werden. Das Verhalten der einzelnen Chlorophyllkörner bei verändertem Lichteinfall ist .... mit der Annahme einer selbständigen Bewegung derselben nicht vereinbar. Es scheint ihm jedoch nicht unwahrscheinlich, daß die Chloroplasten sich nicht rein passiv bewegen, sondern, wie ihre Gestaltsveränderungen während der Bewegung wahrscheinlich machen, eine gewisse Aktivität besitzen.

Auch Moore und Oltmanns haben in neuerer Zeit den Frank'schen Standpunkt akzeptiert.

Beide halten das Protoplasma selbst für phototaktisch. Moore nimmt zur Erklärung einen Stimmungswechsel zu Hilfe, indem er dem Plasma gegenüber schwachem Lichte positive, gegenüber intensivem Lichte und Dunkelheit (!) hingegen negative Phototaxis zuerkennt. Wie sich Oltmanns die Chloroplastenorientierung denkt, ist schwer vorstellbar. Auch er anerkennt auf Grund der Befunde früherer Autoren, daß es sich bei dem Orientierungsprozeß um eine Reaktion des ganzen Plasmaleibes handelt, analog der freien Ortsbewegung der Plasmodien und Schwärmsporen, weshalb er den Plasmakörper als phototaktisch bezeichnet. Durch die starre Zellwand an der freien Ortsbewegung gehindert, käme er freilich nicht in die Lage, die entsprechende optimale Helligkeit durch Lokomotion aufzusuchen. Der Besitz bilateraler Chloroplasten im Zusammenhang mit der gehinderten Ortsveränderung bedinge nun den wesentlichen Unterschied gegenüber der bei Schwärmsporen etc. zu beobachtenden Orthophototaxie. Vermöge ihrer Bilateralität »sind die Chloroplasten in der Lage, das Licht je nach seiner Intensität von der Fläche, von der Kante oder unter einem beliebigen Winkel zwischen 0 und 90° auf sich wirken zu lassen. Diese Fähigkeit mag als Plagiophototaxie bezeichnet werden« (l. c., p. 212). Nach dem Wortlaut dieser

---

[1] Nach Pfeffer soll hingegen Stahl wie Velten eine Aktivität der Chloroplasten annehmen (l. c., II. Bd., 785).

Fassung scheint also doch den Chloroplasten selbst eine spezifische Phototaxis zuzukommen. Oder sollte nach Oltmanns' Vorstellung das Plasma durch den Besitz bilateraler Chloroplasten zu einem plagiophototaktischen Organismus werden?

Einen abweichenden Standpunkt nimmt in dieser Frage Pfeffer ein. Ohne die Velten'sche Anschauung von einer Eigenbewegung der Chloroplasten als bewiesen zu betrachten, bezeichnet er die in Rede stehenden Chlorophyllkörner als phototaktisch und bemerkt: »In welcher Weise die Bewegung und Orientierung auch zustande kommen mag, jedenfalls sind wir nach unserer Begriffsbestimmung berechtigt, von Phototaxis zu reden.« Pfeffer faßt bekanntlich als Taxieen alle Orientierungsreaktionen frei beweglicher Organismen (l. c., p. 547) oder, mit anderen Worten, alle tropistischen Reaktionen, welche »mittels der zur Verfügung stehenden freien Ortsbewegung ausgeführt werden« (l. c., p. 753), zusammen. Wenn Pfeffer daher von einer Phototaxis der Chloroplasten spricht, so anerkennt auch er eine gewisse Aktivität derselben, die auf jeden Fall vorhanden wäre, sei es, »daß das photisch empfindliche Chlorophyllkorn eine motorische Tätigkeit des Cytoplasmas nutzbar macht« oder daß »die Lokomotion durch Herstellung einer anomogenen Oberflächenspannung von Seite des Chloroplasten bewirkt wird« (l. c., p. 784).

Eine rein passive Bewegung der Chloroplasten sei aber schon aus dem Grunde ausgeschlossen, weil »dann auch der Zellkern mitgeschleppt werden müßte, der aber häufig die Wanderung der Chlorophyllkörner nicht mitmacht, und daß sich an der Sammelstelle der Chloroplasten gewöhnlich keine auffällige Plasmaansammlung findet, die sich bei einer rein passiven Mitschleppung einstellen müßte« (l. c., II. Bd., p. 784). Sollte aber doch die von Pfeffer abgewiesene Möglichkeit realisiert sein, daß dem Chloroplasten selbst gar keine photische Reaktion zukommt, d. h. daß er weder eine Lichtempfindlichkeit aufweist, noch bei der Orientierungsbewegung eine aktive Rolle spielt, so könnte wohl auch unter Akzeptierung der Pfefferschen sehr weiten Definition des Begriffes von einer Phototaxis der Chloroplasten keine Rede sein.

Wie dem auch sei, heute scheint die einfache Formulierung der Frage »Aktiv oder passiv?«, wie sie seit Velten immer wieder aufgeworfen wird, überhaupt nicht mehr hinreichend präzise. Die Aktivität der Chloroplasten kann in einem selbständigen Bewegungsvermögen bestehen oder auf eine photische oder andere Sensibilität beschränkt sein, wobei die motorische Energie des Plasmas zur Umlagerung in Anspruch genommen wird (vgl. oben Pfeffer). Es handelt sich demnach um die Beantwortung einer doppelten Frage: Wo erfolgt die Perzeption des Lichtes, beziehungsweise der Lichtrichtung und welchen Anteil haben Chloroplasten und Plasma an der Bewegung selbst? Senn hat denn auch beide Fragen getrennt untersucht und zu beantworten gesucht.

Er nimmt zur Erklärung seiner Beobachtungsergebnisse an, daß die Chloroplasten von *Funaria* — auf welche er zunächst seine Versuche beschränkte — im Lichte phototaktisch, im Dunkeln chemotaktisch reagieren sowie daß sie auch durch amöboide Fortsätze selbständige lokomotorische Bewegungen innerhalb der Zelle ausführen können. Es sei in diesem Zusammenhange auch erwähnt, daß Haberlandt (I) für die Chloroplasten von *Selaginella Martensii* ein Perzeptionsvermögen annimmt, das in einer eigentümlich strukturierten, einem Stäbchenepithel vergleichbaren Hautschichte des Chloroplasten seinen Sitz hat.

Unsere bisher mitgeteilten Versuche ließen sich schon von vornherein mit der Senn'schen Annahme einer Aktivität der Chloroplasten nur sehr gezwungen in Einklang bringen. Es war vor allem die Beziehung zwischen Chloroplastenbewegung und Zellturgor wenig verständlich, dessen Bedeutung aus unseren und aus den auf ganz anderem Wege von Küster (I, II) gewonnenen Resultaten erhellte.

Ehe wir — ohne auf eine Kritik der Senn'schen Versuche eingehen zu wollen — unsere Vorstellungen über diesen Punkt entwickeln, dürfte es zweckmäßig sein, zunächst einige Beobachtungen über den Bau und die Lagerungsverhältnisse der Chloroplasten sowie über das Verhalten des Protoplasmas bei der Bewegung vorauszuschicken.

Die Chloroplasten von Funaria und Lemna.

Die Chloroplasten von *Funaria*, welche dank ihrer Größe ein beliebtes Untersuchungsmaterial abgeben, sind durch eine erstaunliche Formenmannigfaltigkeit ausgezeichnet. In den annähernd isodiametrischen polygonalen Zellen, welche den akroskopen Teil des bis auf die Gegend des Medianus einschichtigen Blattes bilden, liegen bekanntlich in der Flächenstellung so dicht aneinander, daß sie sich gegenseitg abflachen und polygonalen Umriß annehmen. In den großen, in der Richtung des Medianus gestreckten Zellen der Blattbasis liegen sie hingegen lockerer und haben dann, von der Fläche betrachtet, kreisförmigen Umriß. Bisweilen — und dies scheint namentlich für ältere Blätter zu gelten — erscheinen sie hier aber ungemein lang spindelförmig gestreckt. Sogenannte direkte Teilungsstadien sind stets reichlich aufzufinden.

Erfolgt eine Lageänderung der Chloroplasten, so stellen sich, wie schon mehrfach beobachtet wurde, Formveränderungen an ihnen ein, die man als amöboide bezeichnen kann. Einige in kurzen Intervallen mit dem Zeichenapparate aufgenommene Skizzen veranschaulichen die Größe derartiger Gestaltsänderungen. Amöboide Fortsätze hingegen, wie sie Senn deutlich und ohne Tinktion bei *Funaria* gesehen hat, konnten wir in keinem Falle beobachten. Man bemerkt allerdings — bisweilen sogar recht häufig — anscheinend kurze farblose Fortsätze, welche bei flüchtiger Beobachtung den Chloroplasten anzugehören scheinen, zumal diese an solchen Stellen in kurze Spitzchen vorgezogen zu sein pflegen. Wie aber unten genauer auseinanderzusetzen ist (vgl. p. 168 ff.), handelt es sich nach unserem Dafürhalten hierbei nicht um Bestandteile der Chloroplasten, sondern ganz zweifellos um zarte Plasmastränge, welche stellenweise an die Chlorophyllkörner ansetzen, wobei diese schwach gegen die Ansatzstelle des Fadens vorgezogen erscheinen.

Nebenbei sei hier in Kürze noch einer interessanten Beobachtung gedacht, die bei der Bildung autochthoner Stärke gemacht wurde. Untersucht man nämlich Blättchen, welche eine Zeitlang assimilieren konnten, in Jodtinktur, so erkennt

man, daß nicht immer das ganze Stroma der Chloroplasten gleichmäßig braun tingiert erscheint; in den Chlorophyllkörnern werden vielmehr eine bis mehrere gelblich erscheinende Vakuolen ähnliche Gebilde sichtbar, innerhalb derer deutlich erkennbar je ein spindelförmiges Stärkekörnchen ausgebildet ist. Daß diese Gebilde nicht Kunstprodukte darstellen, erhellt daraus, daß man sie gelegentlich, wenn auch nur andeutungsweise ohne vorherige Fixierung wahrnehmen kann. Wir konnten sie auch nicht immer auffinden, doch traten sie in anderen Fällen mit überraschender Deutlichkeit und Schärfe hervor. Diese Beobachtungen, welche schon mit Rücksicht auf die neuen Untersuchungen von Pristley und Irving über den Bau der Chromatophoren einiges Interesse verdienen dürften, konnten wir als nicht zum Thema gehörig einstweilen nicht weiter verfolgen.

Die Chloroplasten von *Lemna trisulca* [1] sind im Gegensatz zu denen von *Funaria* viel einförmiger gestaltet und lassen auch bei ihren Orientierungsbewegungen in der Zelle Formveränderungen mehr oder minder gänzlich vermissen. Sie haben im allgemeinen die Gestalt einer bikonvexen Linse, erscheinen, von der Fläche gesehen, kreisrund und weisen einen Durchmesser von 0·006 bis 0·009 *mm* auf.

Während diese Chloroplasten, soweit sie sich in unverletzten Zellen befinden, keinerlei Besonderheit aufweisen, erfahren die aus angeschnittenen Zellen ins Wasser übertretenden Chlorophyllkörner sehr häufig, wenn auch nicht unter allen Umständen eine überaus auffällige Veränderung. Sie schwellen nämlich zu einer großen blasenartigen, von einer zarten Membran umgrenzten Kugel an, der meist seitlich das grün tingierte Stroma des Chloroplasten anliegt. Es macht den Eindruck, als hätte sich in seinem Innern eine mächtige Vakuole gebildet, welche den eigentlichen Chloroplasten völlig zur Seite drängt (Fig. 1 bis 3). Ist dieser Typus der Vakuolenbildung der bei weitem häufigste, so ist im einzelnen doch das Bild, das derartige Vakuolen bieten, ein wechselndes. Nicht

[1] Die Beobachtungen über diesen Gegenstand wurden von Herrn Dr. V. Vouk durchgeführt.

selten entstehen Doppelvakuolen (Fig. 4 und 5), gelegentlich wurde selbst die Bildung von drei Vakuolen beobachtet. Die Vakuolenbildung in derartigen Chloroplasten kann manchmal so weit gehen, daß an der entstandenen Blase nur mehr Reste der plasmatischen Grundsubstanz des Chlorophyllkorns übrig bleiben (Fig. 6 und 7). Sind in den Chloroplasten Stärkeeinschlüsse vorhanden — sie erreichen mitunter die ansehnliche Größe von 0·008 *mm* — so wird beim Vakuolisieren gewöhnlich fast das gesamte Stroma desorganisiert und die

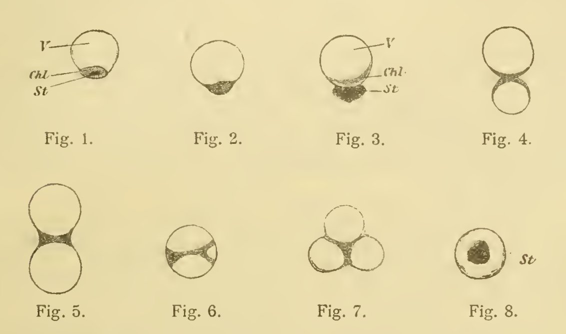


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4.

Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7. Fig. 8.

V = Vakuole, *Chl* = Chloroplast, *St* = Stärkeeinschluß (nach V. Vouk).

Vakuole scheint dann nur dem Stärkekorn und den eventuell noch vorhandenen Plasmaresten anzuhaften (Fig. 3 und 8).

Stets sind die Vakuolen vollständig kugelig; ihre Größe ist verschieden, erreicht aber in manchen Fällen einen Durchmesser von mehr als 0·015 *mm*. Nach Einwirkung von Säuren und starken Alkalien zerplatzt die Vakuole. Auf Zusatz von Alkohol wird ihre Membran, ein überaus zartes farbloses Häutchen, das bei schwächerer Vergrößerung kaum sichtbar ist, etwas schärfer wahrnehmbar. Jodtinktur bedingt eine schwache Gelbfärbung. Nach Einwirkung von Osmiumsäure verliert sie ihre Spannung und kollabiert.

Es schien uns erforderlich, diese eigentümliche Vakuolenbildung etwas näher zu untersuchen, da ein Zusammenhang mit der Chloroplastenbewegung nicht unmöglich schien. Es

war zunächst fraglich, ob die Vakuolenmembran eine im Kontakt mit Wasser auftretende Niederschlagsmembran oder einen normalen Bestandteil des *Lemna*-Chloroplasten darstellt. Das normale Vorhandensein von Chloroplastenmembranen wurde ja schon öfters behauptet und bei *Selaginella Martensii*, also gerade bei einer Pflanze, deren Chloroplasten Orientierungsbewegungen ausführen, von Haberlandt (I) mit Sicherheit nachgewiesen.[1] Das Auftreten der Vakuole bei der Übertragung in Wasser könnte entweder auf einer einfachen Imbibitions- und Quellungserscheinung beruhen; es könnte aber auch die Folge eines im Chloroplasten herrschenden osmotischen Druckes sein, der bei ihrem Übertritt ins Wasser, also in eine hypotonische Lösung eine Spannung der Chloroplastenmembran bedingt. Ein derartiger vom osmotischen Druck des Zellsaftes direkt unabhängiger Druck in den Chlorophyllkörnern könnte möglicherweise die zur Umlagerung erforderliche motorische Energie liefern.

Überträgt man Schnitte von *Lemna trisulca* in eine Zucker- oder Kalisalpeterlösung oder in irgendeine Salzlösung von einigermaßen höherem osmotischen Druck, so unterbleibt die Vakuolenbildung in den Chloroplasten. Selbst in einer $^{3}/_{100}$ bis $^{1}/_{100}$ Mol-Lösung von KNO_3 ist sie noch nicht zu beobachten. Ein osmotischer Druck in den Chloroplasten entspräche also im Mittel zirka $^{1}/_{2}$ Atmosphäre.

Wenn ein solcher allerdings nicht sehr bedeutender osmotischer Druck eine Rolle bei der Chloroplastenbewegung im Lichte spielen würde, so müßte seine Größe und mithin auch die Bildung der Vakuole im Wasser durch das Licht in irgendeiner Weise beeinflußbar sein, etwa in der Weise, daß nach stärkerer oder länger andauernder Beleuchtung und demnach intensiverer Assimilation ein etwaiger osmotischer Druck zunähme, was sich schon im Auftreten und in der Größe der Vakuolen beim Übertritt in Wasser zeigen müßte. Diese Möglichkeit schien zunächst um so näher zu liegen, als die zu verschiedenen Zeiten entnommenen *Lemna*-Proben sich keines-

[1] Hier handelt es sich allerdings nach Haberlandt nur um ein einseitiges Auftreten einer Hautschichte.

wegs gleichartig verhielten, vielmehr bald mächtige Vakuolen ausbildeten, bald die Vakuolenbildung mehr oder minder vermissen ließen. Jedes Bemühen jedoch, auf experimentellem Wege einen gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen Vakuolenbildung und Beleuchtung aufzufinden, blieb völlig resultatlos. Bald wiesen verdunkelte, bald belichtete *Lemna*-Pflänzchen mehr und größere Vakuolen auf.

Damit schien es sicher erwiesen, daß die Vakuolenbildung, beziehungsweise ein osmotischer Druck innerhalb der Chloroplasten für deren Umlagerung nicht verantwortlich gemacht werden kann.

Die Vakuolenbildung ist offenbar als reine Degenerationserscheinung aufzufassen. Sie stellt eine extreme Form des sogenannten »Vakuoligwerdens der Chloroplasten« (Meyer) dar, wie es von Bredow, Haberlandt (II)[1] und Küster (III) näher untersucht wurde. Immerhin dürfte die Form der Vakuolisation, wie sie bei *Lemna trisulca* vorliegt und von Herrn Vouk, welcher diese Beobachtungen zu unserer Arbeit beisteuerte, später auch an *Lemna minor* aufgefunden wurde, eine nicht sehr häufige Erscheinung darstellen, da sie bisher nur durch Haberlandt hauptsächlich für *Allium cepa* und durch Küster für *Funaria hygrometrica* bekannt geworden ist. Vouk selbst, der anläßlich einer anderen Untersuchung Gelegenheit hatte, die Chloroplasten einer großen Zahl immergrüner Pflanzen zu untersuchen, begegnete niemals wieder derselben Erscheinung.

Lagerung und Verschiebung der Chloroplasten.

Zum Studium der Chloroplastenbewegungen bietet *Funaria* das geeignetste Objekt einerseits wegen der Einschichtigkeit des Gewebes und der relativen Größe der Zellen und Chlorophyllkörner, andrerseits wegen der entsprechend langen Dauer

[1] Haberlandt hatte unverkennbar dieselbe Erscheinung vor sich, wie sie bei *Lemna* zu beobachten ist, wenn er sagt: ». . . .bald ist bloß eine einzige Vakuole bemerkbar, die, an Umfang rasch zunehmend, das Chlorophyllkorn zu einer durchsichtigen Blase umgestaltet, welcher seitlich eine dunkelgrüne Plasmakappe aufsitzt«.

der Umlagerung, welche in kurzen Intervallen eine Fixierung der momentanen Lage durch Zeichnung gestattet. Während bei *Lemna trisulca* unter günstigen Bedingungen schon nach 15 bis 20 Minuten die volle Profilstellung erreicht sein kann, benötigt *Funaria* zu demselben Ende zirka 1 Stunde. Immerhin lassen sich doch auch in diesem Falle innerhalb 5 bis 10 Minuten deutliche Lageänderungen wahrnehmen, ja die gegenseitige Lage der Chloroplasten verändert sich bisweilen so schnell, daß oft schon während des Skizzierens das Bild eine Verschiebung aufweist.

Die ganz eigenartige Bewegung läßt sich am besten aus den beifolgenden Skizzen entnehmen, in welchen die gegenseitige Stellung der Chloroplasten in kurzen Intervallen mit dem Zeichenapparate möglichst genau festgehalten wurde. Fig. I *a* gibt die Lage der Chloroplasten auf der Oberseite einer Zelle [1] wieder, welche im diffusen Lichte die charakteristische Flächenstellung angenommen hat. Die Serie II *a* bis VI *a* zeigt die allmähliche Chloroplastenverschiebung auf der Ober- und Unterseite der Zelle nach erfolgter Insolation bis zur annähernden Erreichung der Profilstellung.

Man erkennt zunächst, daß schon nach den ersten 5 Minuten eine Lockerung der ursprünglich dicht gefügten Chloroplasten Platz gegriffen hat. Wie die folgenden Figuren zeigen, rücken nun die Chlorophyllkörner von der Mitte der Zelle aus nach den verschiedenen Seiten, um im allgemeinen auf die nächstliegenden Profilwände hinüberzugleiten. Es muß bemerkt werden, daß die Umrisse der Chloroplasten keinen Anspruch auf absolute Genauigkeit erheben können, da ein verhältnismäßig schnelles Zeichnen erforderlich war; immerhin wurde möglichste Genauigkeit angestrebt, so daß ihr Gestaltswechsel während der Bewegung annähernd der Wirklichkeit entspricht.

Eine andere Versuchsserie sollte zeigen, ob die einzelnen Chloroplasten im Falle der Epi-, beziehungsweise Apostrophe stets an dieselbe Stelle in der Zelle gebunden sind. Zum Versuch wurden Blättchen gewählt, welche Dunkelprofilstellung

[1] Die Chloroplasten, welche der unteren Zellwand anlagen, verhielten sich in analoger Weise.

aufwiesen, und in helles diffuses Licht übertragen. Der Verlauf der Umlagerung in einer Zelle, welche sich durch den Besitz von möglichst wenigen Chloroplasten auszeichnete, ist in den Fig. I *b* bis IV *b* dargestellt; sie entstammt der basalen Blatthälfte. Nachdem in zirka 50 Minuten die Flächenstellung annähernd erreicht war, wurde das Objekt direktem Sonnenlicht ausgesetzt. Schon nach 22 Minuten waren die Chloroplasten annähernd in die Lichtprofilstellung übergegangen. Ein Vergleich der Fig. IV *b* mit I *b* ergibt, daß sie zwar im allgemeinen an dieselben Wände zurückgekehrt sind, welche sie bei der anfänglichen Profilstellung innehatten. Im einzelnen ist aber ihre Lage keineswegs in allen Fällen dieselbe geblieben. Während 3 kaum von der Stelle gerückt ist, haben die übrigen bereits die Profilwände erreicht. Aber nur 1, 4, 8 und 10 haben ihre ursprüngliche Stellung wiedergefunden, während die übrigen ganz unverkennbar ihre Stellung gewechselt haben.

Von besonderem Interesse gestaltete sich auch die Serie I *c* bis IV *c*. In I *c* haben sich die Chloroplasten unter dem Einfluß schräg einfallenden diffusen Lichtes vorwiegend in der rechten Zellhälfte angehäuft. (Die schattierten Chloroplasten waren in einem etwas tieferen Horizont gelegen und erschienen daher weniger deutlich.) Ein Vergleich der Bilder ergibt:

1. Die einzelnen Chloroplasten bewegen sich mit verschiedener Geschwindigkeit. So hat z. B. 4 trotz des erheblich längeren Weges die Profilwand wesentlich schneller erreicht als 10. Einzelne Chloroplasten können sogar ganz zurückbleiben (vgl. 3).

2. Wenn die Chloroplasten die Profilwand gewonnen haben, bleiben sie noch nicht definitiv an derselben Stelle liegen, sondern können noch längs dieser Wand eine Verschiebung erfahren, bis eine möglichst gleichmäßige Verteilung der Chlorophyllkörner erzielt ist (vgl. 1, 6, 7).

Aus diesen Beobachtungen gewinnt man den Eindruck, als würden sich die Chlorophyllkörner tatsächlich vollkommen selbständig bewegen können. Jedenfalls sind sie in ihren Bewegungen in hohem Maße voneinander unabhängig und es trifft keineswegs die Wirklichkeit, wenn gelegentlich behauptet wurde, die Chloroplasten bewegten sich wie eine einheitliche Platte.

Aus der Verfolgung dieser Bewegungen geht auch hervor, daß die Umlagerungen der Körner jedenfalls nicht durch Massenbewegungen des gesamten Plasmas bedingt werden können, wie sie etwa bei der Plasmarotation auftritt, da sich in diesem Falle weder das allseitige Auseinanderweichen und Wiederzurückgleiten der Chloroplasten beim Wechsel von direktem und diffusem Lichte noch die verhältnismäßige Unabhängigkeit und Selbständigkeit in ihrer Bewegungsrichtung und Bewegungsgeschwindigkeit erklären ließe.

Die Chloroplastenumlagerung bei *Lemna trisulca* geht im wesentlichen in ganz analoger Weise vor sich, so daß darauf nicht weiter einzugehen ist.

Das Protoplasma von Funaria und Lemna.

Das Cytoplasma in den Zellen eines *Funaria*-Blättchens, dessen Chloroplasten die typische Flächen- oder Profilstellung eingenommen haben, erscheint bei der Untersuchung in Wasser zunächst völlig homogen, hyalin und strukturlos. Der gleichfalls hyaline Zellkern entzieht sich zumeist infolge seines Lichtbrechungsvermögens einerseits, durch die Deckung von randständigen Chloroplasten andrerseits vielfach der direkten Beobachtung. In solchen Fällen genügt aber oft schon eine stärkere Abblendung oder jedenfalls der Zusatz von Jodtinktur, um ihn deutlich sichtbar zu machen. Man erkennt dann, daß er in der Regel einer der zur Blattfläche senkrecht stehenden Längswände angeschmiegt ist und sich meist nur schwach gegen das Innere der Zelle vorwölbt. In vereinzelten Fällen wurde er jedoch auch der unteren Zellwand anliegend gefunden. In den längsgestreckten Zellen der basalen Blatthälften besitzt er nicht selten die Form eines gleichschenkligen Dreiecks, von dessen nach innen gekehrtem Scheitel regelmäßig ein kräftiger Plasmastrang gerade oder in schwachem Bogen quer durch die Zelle zur gegenüberliegenden Wand verläuft. Während der Umlagerung der Chloroplasten bleibt die Lage des Zellkerns nahezu unverändert. Sein Verhalten tritt dann deutlich hervor, wenn es glückt, ihn von der Fläche einer Außenwand anliegend beobachten zu können. Man erkennt dann unter später

genauer zu erörternden Umständen zahlreiche Plasmafäden, von ihm ausgehend, nach allen Seiten hin verlaufen und beobachtet an ihm schwache amöboide Gestaltsveränderungen im Laufe der Chloroplastenverschiebung; doch zeigt sich auch in solchen Fällen, daß er seine Stellung in der Zelle wenigstens durch Stunden hindurch — die Beobachtungen erstreckten sich auf 3 bis 4 Stunden — kaum verändert (Fig. *A* bis *D*). Diese relative Unbeweglichkeit des Zellkerns betrachtet auch Pfeffer als Argument gegen die Annahme einer rein passiven Bewegung der Chloroplasten durch Verschiebungen des Plasmas, da vom bewegten Plasma nicht allein die Chloroplasten sondern auch — wie es von *Elodea* und ähnlichen Fällen her bekannt ist — die Zellkerne durch das strömende Plasma mitgerissen werden. Bei genauer Untersuchung des Cytoplasmas und der Chloroplasten erkennt man ab und zu von einzelnen Chlorophyllkörnern ausgehende protoplasmatische Fortsätze, die gelegentlich benachbarte Chloroplasten miteinander verbinden, bald frei endigen. In den langgestreckten Zellen der Blattbasis lassen sich mitunter reichliche, aber stets außerordentlich zarte Plasmafäden erkennen, welche, anscheinend von einer Querwand, offenbar aber von der ihr anliegenden Hautschichte ausgehend und vielfach miteinander anastomosierend, die Zellen der ganzen Länge nach durchsetzen und Zweige zu den Chloroplasten und zum Zellkern abgeben. Nach Jodbehandlung erscheinen sie überaus scharf und distinkt, doch insofern verändert, als die in vivo mehr oder minder strukturlos erscheinenden Stränge offenbar infolge der mit der Fixierung verbundenen Fällung ein granuliertes Aussehen erlangen. Nachdem wir auf diese eigentümlichen Plasmastränge aufmerksam geworden waren, suchten wir die Bedingungen ihres Auftretens und ihr Verhalten in vivo genauer zu untersuchen.

Wie bereits bemerkt sind sie bei typischer Flächenstellung der Chloroplasten wenigstens in den Zellen der oberen Blatthälfte in der Regel nicht oder höchstens andeutungsweise vorhanden. Untersucht man jedoch ein in Wasser liegendes Blättchen, welches einer im Dunkeln oder in sehr schwachem Lichte kultivierten Pflanze entstammt, in hellem diffusen Tages-

licht, so sieht man bald lebhafte Veränderungen im Plasma vor sich gehen.

In günstigen Fällen sieht man namentlich in den großen Zellen der basalen Blatthälfte in manchen Zellen schon nach 5 bis 10 Minuten ein plasmatisches, ungemein zartes Netzwerk an den Außenwänden der Zellen auftreten, das in kontinuierlicher Bewegung begriffen ist. Äußerst zarte Stränge anastomosieren zu rechteckigen oder polygonalen Maschen, so daß das Plasma bisweilen wie vakuolisiert aussieht, verschmelzen streckenweise miteinander, werden neu ausgestreckt und verschwinden wieder. Diese zarten Fasern und Maschen, deren Bildung meist nicht auf der ganzen Außenwand und keineswegs in allen Zellen gleichzeitig einsetzt, liegen teils zwischen den Chloroplasten, teils scheinen sie diese miteinander zu verbinden. Es handelt sich dabei nicht um Plasmazüge, welche das Lumen der Zellen durchsetzen, die Fädchen liegen vielmehr zweifellos im wandständigen Plasma selbst, da man unzweifelhaft erkennt, daß sie über die an der Außenwand liegenden Chloroplasten hinziehen. Das Plasma ist in diesen fadenförmigen Strängen in einer, wenngleich äußerst langsamen Bewegung begriffen, denn man bemerkt gelegentlich in ihnen kugelige, stark lichtbrechende Gebilde, die bald gleichzeitig in derselben Richtung fortgleiten, bald aber auch den gegenseitigen Abstand verändern, auch miteinander verschmelzen können. Es scheint, daß diese zarten, sich vom übrigen Plasma kaum abhebenden Stränge schließlich in kräftigere, distinkte Plasmazüge übergehen, die zum Teil gleichfalls im wandständigen Plasma verlaufen, zum Teil aber auch die Zellen nach verschiedenen Richtungen hin durchsetzen, wie es oben bereits geschildert wurde, wobei sie sich in ihrem Verlauf an Chloroplasten oder den Zellkern direkt oder durch Seitenzweige anlegen. Auch sie behalten nicht dauernd ihre Richtung und Gestalt bei, sondern zeigen ein Verschwinden und Neuauftreten, Bildung und Auflösung von Anastomosen; sie können sich gelegentlich auch wieder vorübergehend in ein zartes Plasmanetz umwandeln oder zu breiteren Plasmazügen verschmelzen. In günstigen Fällen erkennt man unzweifelhaft, daß jedes Chlorophyllkorn in solchen Zellen mit dem Hauptstrang oder dessen Verästelung

in vorübergehendem Kontakt steht, so daß oft eine Kette von Chloroplasten wie an einem Plasmafaden aufgefädelt erscheint.

Jetzt läßt es sich auch mit unzweifelhafter Sicherheit beobachten, daß die Chloroplasten sich längs der sie verbindenden Plasmastränge — oder vermutlich richtiger — in ihnen langsam gleitend bewegen. Man findet bisweilen auch einzelne Körnchen, die, zwischen derartigen Fäden liegend, an der allgemeinen Chloroplastenbewegung nicht teilnehmen, bis auch sie den Anschluß an einen neu gebildeten Faden finden, worauf auch ihre Umlagerung in Gang kommt.

Wenn im Sonnenlicht oder im Dunkeln die typische Profilstellung aufgetreten ist, dann bemerkt man oft nur wenig oder überhaupt nichts mehr von den früher so distinkten Plasmafäden.

Eine Reihe von Figuren, welche möglichst genau mit der Kamera gezeichnet wurden, werden am besten die wechselnde Gestalt der Stränge und die gleichzeitig erfolgende Chloroplastenverlagerung veranschaulichen; doch muß ich bemerken, daß eine absolute Genauigkeit der Wiedergabe nicht zu erreichen ist, da sich die Strukturen und Lagerungsverhältnisse schon während des Skizzierens verändern.

Zu den Figuren sei nur folgendes bemerkt:

Serie *A* bis *D*. Zelle aus dem basalen Blatteil, in der ausnahmsweise der Zellkern von der Fläche sichtbar ist. Das zugehörige Blatt wurde aus schwach diffusem Lichte (Epistrophe) in direktes Sonnenlicht übertragen und in Intervallen gezeichnet. Die Umlagerung dauerte verhältnismäßig lange. Auffällig ist ein kräftiger Plasmastrang, welcher die Chloroplasten 1 bis 7 berührt; er hat zunächst die Gestalt eines nach unten offenen Ovals, dessen Querdurchmesser sich allmählich verbreitert; die Chloroplasten werden an den Seitenwänden deponiert *(B, C)*, worauf er sich — nach erreichter Profilstellung der Chloroplasten — von unten nach oben hin aufzulösen beginnt. Einzelne Plasmastränge liegen frei, d. h. sie haben keinen Anschluß an Chloroplasten *(A, D)*. Nr. 9 ist gegenüber

den anderen Chloroplasten weit zurückgeblieben; in *D* findet er den Anschluß an einen neu differenzierten Faden.[1]

Serie *m* bis *t*. Chloroplasten aus einer mittleren Blattzelle. Das Blättchen wurde aus schwachem in starkes diffuses Licht übertragen. Zunächst ist nur ein wenig verzweigter Strang sichtbar, der einzelne Chloroplasten unter einander verbindet (die übrigen Chloroplasten wurden nicht alle gezeichnet). Mit einer weiter gehenden Differenzierung und Verästelung der Plasmastränge rücken immer mehr Chloroplasten in ihren Wirkungskreis (9 bis 13, insbesondere 10). Gelegentlich treten mächtige Plasmastränge auf (*n* zwischen 3 und 4; *p* bis *r* bei 5). Die zunächst wenig verzweigten Stränge lösen sich in ein reiches Maschennetz anastomosierender Fibrillen auf *(p, q, s)*. Die Verbindung 1—2—3—4 löst sich zwischen 2 und 3 auf *(o)* und gewinnt den Anschluß an 5; allmählich bildet sich zwischen 5 und 3 eine neue Plasmabrücke aus.

Es kann nach diesen Beobachtungen keinem Zweifel unterliegen, daß die Chloroplastenbewegung bei *Funaria* mit der Ausbildung und dem Verhalten der Plasmastränge in einem ursächlichen Zusammenhange steht, wenngleich zunächst ein weiterer Einblick in die Mechanik der Bewegung nicht gegeben ist.[2]

Es kommen zunächst zwei Möglichkeiten in Betracht: Es könnten die Chloroplasten in den strangförmigen Bahnen des

---

[1] Nach Senn (II) handelt es sich in den basalen Zellen um persistent gewordene Strukturen. Er sagt (l. c., p. 22): »Diese anfänglich nur vorübergehenden Stränge bleiben in alternden Zellen — besonders an der Blattbasis — erhalten und verbinden die einzelnen Chromatophoren untereinander.« Wie unsere Figuren zeigen, sind jedoch auch in diesem Falle die Plasmastränge einem fortwährenden Wechsel unterworfen.

[2] Diese Darstellung des Verhaltens von Plasma und Chloroplasten habe ich bereits am Kölner Naturforschertag gegeben (vergl. den Auszug in den »Verhandlungen«). Vor kurzem wurde derselbe Gegenstand von Fr. Knoll, welchem mein Vortrag nicht bekannt geworden war, gleichfalls studiert und in diesen Berichten veröffentlicht. Wie ich einem Bürstenabzug, den mir Herr Dr. Knoll zu senden die Freundlichkeit hatte, entnehme, stimmen unsere Befunde im allgemeinen gut überein. Eine Differenz besteht nur darin, daß er die Chloroplastenbewegung durch eine Kontraktion der Plasmafäden zu erklären sucht und diese daher für kinoplasmatische Strukturen im Lidforssschen Sinne hält.

Plasmas durch die Bewegungstätigkeit des letzteren fortgeschwemmt werden; es könnten aber auch die Plasmafäden, welche sichtlich ihren Anschluß an den Zellkern finden, kinoplasmatische Strukturen darstellen, wie sie kürzlich Lidforss in so vielen Fällen nachgewiesen hat. Durch ihre Kontraktion, beziehungsweise Dilatation könnten sie die Stellungsänderungen der Chloroplasten bedingen in ähnlicher Weise, wie es Strasburger für die kinoplasmatischen »Zugfasern« annimmt. Daß man bei einer etwaigen Kontraktion keine Dickenzunahme der Stränge nachweisen kann, würde nichts dagegen beweisen, ließe sich vielmehr im Anschlusse an Strasburger dahin deuten, daß mit der Verkürzung der Stränge eine Stoffabnahme Hand in Hand gehe.

Daß aber in unserem Falle eine Verkürzung, beziehungsweise Verlängerung der Fasern als Aktionsmittel nicht oder doch nicht ausschließlich in Betracht kommt, scheint uns aus nachstehender Beobachtung hervorzugehen. Betrachten wir etwa das Verhalten der Chloroplasten 1 bis 3 in Fig. *A*. Nach Verlauf von 45 Minuten haben sich die in demselben Plasmastrange liegenden Chlorophyllkörner 1 und 2 einander genähert, während sich gleichzeitig der Abstand zwischen den Chloroplasten 2 und 3 vergrößerte.

Derartige Fälle, die man häufig beobachten kann, ließen sich nur durch die Annahme erklären, daß sich derselbe Strang in einem Teil verkürzt, in der anschließenden Partie hingegen verlängert; beachtet man überdies, daß dabei die Gesamtlänge des Fadens trotz der stattgefundenen Verschiebung unverändert bleibt, so ist es wohl naturgemäß anzunehmen, daß sich die Chloroplasten längs des Fadens verschoben haben. Ist nun zweifellos diese Verlagerung der Hauptsache nach als passiv aufzufassen, so folgt daraus noch nicht, daß die Chloroplasten selbst an der Bewegung völlig unbeteiligt wären. Ihre sich während der Verschiebung vielfach einstellenden, wenn auch ziemlich unbedeutenden Formänderungen, namentlich die oft zu beobachtende Tatsache, daß sie sich in der Richtung der Bewegung dort, wo die Plasmafäden ansetzen, zu einer kurzen Spitze auszustrecken pflegen, machen — wie schon Stahl betonte — die Annahme nicht unwahrscheinlich, daß

bei der Bewegung der Chloroplasten auch geringfügige amöboide Gestaltsänderungen,[1] welche vielleicht auf Änderungen der Oberflächenspannung zwischen Chloroplasten und Plasma zurückzuführen sind, eine gewisse Rolle spielen. Ein Argument hierfür könnte man in den bedeutenden Dimensionen der Chloroplasten gegenüber den zarten Plasmafäden erblicken, was nicht für ein einfaches passives Fortgeschwemmtwerden der Chlorophyllkörner spricht. Eine sichere Entscheidung dieser Frage ist derzeit kaum möglich. Doch ist von einer rein aktiven Bewegung der Chloroplasten keine Rede.

Die amöboiden Fortsätze der Chloroplasten, welche Senn deutlich gesehen haben will, sind wohl identisch mit den häufig auftretenden kurzen Plasmafäden, welche sich, wie bereits oben erwähnt, nicht selten an die Chloroplasten ansetzen und wieder verschwinden können.

Da das Auftreten und das weitere Verhalten der Plasmafäden bei der Bewegung der Chloroplasten im direkten und diffusen Lichte das gleiche Bild boten, ist in beiden Fällen das Plasma als das bewegungstätige Agens aufzufassen.

Der Fall von *Funaria* scheint uns deshalb besonderes Interesse zu verdienen, weil diese Pflanze in die Gruppe derjenigen Objekte zu stellen ist, bei welchen bisher Plasmabewegungen nicht beobachtet werden konnten. *Funaria* vermittelt gewissermaßen den Gegensatz zwischen den beiden von Frank aufgestellten Typen der Bewegung. Nachdem nunmehr an Vertretern beider Typen die Aktivität des Plasmas erwiesen ist, dürfte eine Verallgemeinerung dieses Befundes wohl möglich sein. In den Fällen, wo weder in vivo noch mit Hilfe von Tinktionen sich Plasmafäden nachweisen lassen, bleibt es natürlich zweifelhaft, ob sie nur wegen ihres Lichtbrechungsvermögens der Beobachtung unzugänglich sind oder ob — was uns wahrscheinlicher dünkt — eine Verlagerung größerer Plasmapartien ohne Bildung von strangförmigen

[1] Es ist natürlich sehr gut möglich, daß in anderen Fällen die Fähigkeit zu amöboider Gestaltung in einem Maße gesteigert ist, daß sie zu einem wichtigen Hilfsmittel bei der Bewegung wird; so sollen sich die Chloroplasten von *Melosira* deutlich amöboid verhalten (Schmitz).

Plasmafäden vor sich geht. Im übrigen gelten unsere Befunde natürlich nur für Objekte vom Typus *Lemna trisulca*, beziehungsweise *Funaria*.

Schlußbemerkungen und Zusammenfassung.

Im vorhergehenden wurde der Nachweis zu liefern versucht, daß die im Sonnenlichte auftretende Profilstellung der Chloroplasten auf einer mit gesteigerter Assimilation zunehmenden Turgorerhöhung beruhe, und auf die Wahrscheinlichkeit hingewiesen, daß auch die negative Apostrophe mit einer Turgorzunahme in Zusammenhang stehe. Diese Art der Chloroplastenbewegung kann naturgemäß in keiner Abhängigkeit von der Richtung des Lichtes stehen und ist daher von den tropistischen Bewegungen zu unterscheiden.

In welcher Weise man sich die Wirkung der Turgorsteigerung auf die Mechanik der Chloroplastenbewegung zu denken hat, ist derzeit kaum sicher zu entscheiden. Denken wir uns etwa ein einschichtiges flächenförmiges Organ, z. B. ein Prothallium, so müßte der Turgor zwar auf alle Zellwände mit derselben Intensität wirken, der Effekt wäre jedoch ein verschiedener. Während die freien Außenwände (oder die an Interzellularen grenzenden Membrananteile) einer Dehnung unterliegen, müssen sich die Drucke, welche von zwei entgegengesetzten Seiten her auf eine zwei Zellen trennende Wand (Fugenwand) ausgeübt werden, in ihrer Wirkung kompensieren, vorausgesetzt, daß der Turgor in benachbarten Zellen gleiche Höhe erreicht. Die Dehnung bestimmter Membranen könnte eine Dehnung der anliegenden Plasmateile zur Folge haben, wodurch ein teilweises Gleiten der Chloroplasten auf die nicht gespannten Partien, also auf die Fugenwände bedingt wäre. Eine experimentelle Stütze für diese Auffassung ließ sich jedoch nicht erbringen. Obwohl wir auf verschiedene Weise versuchten, die Dehnung der freien Außenwände durch einen Gegendruck zu paralysieren, erfolgte doch eine — wenn auch nicht immer ausgesprochene — Umlagerung der Chloroplasten aus der Flächenstellung in die positive Apostrophe.

Die Turgorzunahme oder ein mit ihr im Zusammenhange stehender Faktor könnte aber auch auf das Protoplasma eine

Reizwirkung ausüben, eine Möglichkeit, auf welche bereits Wiesner bei anderer Gelegenheit hinwies. Das Protoplasma könnte etwa bei zunehmendem osmotischen Drucke, der offenbar die Turgorerhöhung wesentlich bedingt, also z. B. im direkten Lichte, eine partielle Kontraktion erfahren. Das ursprünglich homogene Protoplasma könnte die Tendenz haben, sich gegen die Fugenwände hin zu kontrahieren; infolge des dadurch verkleinerten Volumens könnte es unter Umständen (z. B. *Funaria*) die Gestalt von Plasmafäden annehmen, in denen die Verschiebung der Chloroplasten gegen die Stelle der Plasmaanhäufung hin erfolgt. Bei weiterer Kontraktion könnten sich die zunächst der Zellmembran, beziehungsweise Hautschichte anliegenden zarten Stränge zu wenigen derberen Fäden zusammenschließen, welche das Zellumen auf kürzestem Wege quer durchsetzen. Die Rückkehr in die Epistrophe, die bekanntlich immer schneller vollzogen wird, wäre nur Folge einer Entspannung des Protoplasmas, ähnlich wie es Andrew nach dem Zentrifugieren chlorophyllhältiger Zellen beobachtete. Daß die Kontraktionszentren des Plasmas gerade an den Fugenwänden gelegen sind, wäre nicht ohne Analogie. Bekanntlich hebt sich auch das Plasma beim Eintritt der Plasmolyse nicht gleichzeitig von sämtlichen Zellwänden ab; man kann z. B. in zylindrischen Zellen oft beobachten, daß es den Querwänden inniger als den Längswänden anliegt, sei es, daß Plasmodesmen der Kontraktion einen Widerstand entgegensetzen oder in anderer Weise ein innigeres Anliegen an die Membran bedingt ist. Natürlich kommt auch dieser Deutung derzeit nur ein hypothetischer Charakter zu.

Die Einstellung der Chloroplasten in die Lichtrichtung kann mit der Turgorgröße natürlich in keiner Beziehung stehen; dieser Reaktionsvorgang ist von dem oben geschilderten theoretisch scharf zu trennen, wenngleich beide Prozesse unter normalen Umständen untrennbar miteinander verkettet sind. Diese Orientierungsbewegung der Chloroplasten wird nach übereinstimmenden Beobachtungen wie alle phototropistischen Bewegungen durch die stark brechbaren Strahlen begünstigt, wenngleich auch nach Frank schwach brechbare Strahlen in geringem Maße wirksam sein können.

Die im Lichte auftretenden Chloroplastenumlagerungen kombinieren sich demnach aus zwei Prozessen:

1. Der von der Turgorhöhe abhängigen Bewegung der Chloroplasten, welche im direkten Sonnenlichte durch die Steigerung der Assimilationsenergie bedingt wird und dementsprechend durch die schwach brechbaren, assimilatorisch wirksamen Strahlen gefördert werden muß; die hiedurch angestrebte Verteilung der Chlorophyllkörner ist von der Lichtrichtung unabhängig;

2. der orientierten Bewegung der Chloroplasten im Sinne des Lichteinfalles, welche durch die tropistisch wirksamen blauen Strahlen begünstigt wird. Sie kommt hauptsächlich (aber nicht ausschließlich) im diffusen Lichte zustande.

Die letztere Reaktion könnte am besten als eine Phototaxis des Protoplasmas bezeichnet werden, während im ersteren Falle durch den Lichtwechsel nur ein neuer Reizzustand geschaffen wird, auf welchen das Plasma mit einer bestimmten Umlagerung antwortet. Diese Reaktion ließe sich am besten der Photokinese (Nagel) unterordnen.

Nach unserem Dafürhalten sucht das Plasma und mit ihm die Chloroplasten in diesem Falle entsprechend der von Frank vertretenen Anschauung die hellsten Stellen in der Zelle auf und lagert sich dementsprechend an zwei einander gegenüberliegenden Punkten der Zelle an, deren Verbindungslinie mit der Lichtrichtung zusammenfällt. Die Schwierigkeit, welche Velten in dieser Deutung zu liegen schien, ist nur eine scheinbare. Er hob im Gegensatz zu Frank ganz richtig hervor, daß die Chloroplasten ihren Schatten bei schrägem Lichteinfall nicht unter sich, sondern in der Richtung des einstrahlenden Lichtes werfen, und glaubte daher, daß die an der unteren Zellwand angehäuften Chloroplasten dem Schatten, also der geringsten Lichtintensität ausgesetzt wären. Er kam daher zu der merkwürdigen Folgerung: »Die Chlorophyllkörner der der Lichtquelle zunächst gekehrten Seite wandern an diejenige Stelle der Zelle, wo die intensivsten Lichtstrahlen einfallen; die der abgekehrten zeigen ein negatives Verhalten.«

Mit Hilfe des Haberlandt'schen Linsenversuches kann man sich leicht von der wahren Lichtverteilung in der Zelle überzeugen. Man erkennt zunächst, daß die Querwände der Zellen keineswegs für Licht ohneweiters durchgängig sind, wie Velten glaubte, dasselbe vielmehr wenigstens zum großen Teile reflektieren. Die Zellen, in welchen die orientierte Anhäufung der Chloroplasten vor sich geht, sind überdies an ihren Außenwänden mehr oder minder stark vorgewölbt und zeigen daher die bekannte Linsenfunktion. Daher ist die dem Lichte abgewandte Membran tatsächlich gerade an der Stelle am stärksten beleuchtet, wo sich die Chloroplasten ansammeln.[1] Die Schattenwirkung der auf der Oberseite liegenden Chloroplasten kommt dabei umsoweniger in Betracht, als von ihnen hauptsächlich die schwach brechbaren, tropistisch unwirksamen Strahlen absorbiert werden. Unter Wasser wird die Linsenfunktion ausgeschaltet; dementsprechend unterbleibt auch bei einseitigem Lichteinfall die Orientierung.

Zum Schlusse erfüllen wir eine angenehme Pflicht, indem wir Herrn Hofrat Prof. J. Wiesner, welcher unsere Arbeit stets in jeder Hinsicht förderte und mit dauerndem Interesse verfolgte, unseren aufrichtigen und wärmsten Dank sagen.

Zusammenfassung der wichtigeren Ergebnisse.

1. Die Bewegungen der Chloroplasten von *Lemna trisulca* und *Funaria hygrometrica* weisen in ihrer Beeinflussung durch verschiedene Agenzien mehrfache Analogien mit der Plasmaströmung auf:

a) Ätherwasser (1%) sistiert die sich beim Übergang ins Dunkle normalerweise einstellenden Bewegungen, während hierdurch die Annahme der Profilstellung aus der Epistrophe bei direkter Insolation nicht nur nicht gehemmt, sondern sogar beschleunigt wird. In positiver

---

[1] Dieser Gedanke wurde auch in Senn's neuestem Werke ausgesprochen und ausführlich durchgeführt.

Apostrophe ätherisierte Chloroplasten behalten jedoch unter allen Umständen ihre Stellung bei.

b) CO_2-Entzug sistiert umgekehrt den Übergang in positive Apostrophe bei direkter Insolation, beeinflußt jedoch nicht die Annahme der negativen Apostrophe aus der Epistrophe bei Übertragung ins Dunkle.

2. Die bei Insolation auftretenden Chloroplastenbewegungen unterscheiden sich jedoch von der Plasmaströmung schon insofern, als sie an die Assimilationstätigkeit gebunden sind.

3. Turgorsteigerung bedingt die Annahme der positiven Apostrophe, vielleicht sogar jede Profilstellung der Chloroplasten.

4. Die orientierte Ansammlung der Chloroplasten bei schräg einfallendem Lichte ist von der Apostrophe prinzipiell verschieden; sie dürfte auf eine Phototaxis des Protoplasmas zurückzuführen sein.

5. Die Chloroplasten bewegen sich (bei *Funaria*) in strangförmigen Plasmazügen, welche selbst einer kontinuierlichen Veränderung (Auflösung, Neubildung, Anastomosierung) unterworfen sind.

6. Die Bewegung der Chloroplasten ist der Hauptsache nach eine passive, wenngleich vielleicht in gewissen Fällen (z. B. bei *Funaria*) schwach amöboide Formänderungen der Chlorophyllkörner selbst die Bewegung unterstützen.

Literaturübersicht.

Andrews Fr. M., Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 38, 1903.

Böhm J. A., Beitrag zur näheren Kenntnis des Chlorophylls. Diese Berichte, math.-naturw. Klasse, Bd. XXII, 1856.

Borodin J., I. Über die Wirkung des Lichtes auf einige höhere Kryptogamen. Bull. de l'acad. imp. d. sc. Pétersbourg, Bd. 4, 1867.

— II. Über die Wirkung des Lichtes auf die Verteilung der Chlorophyllkörner in den grünen Teilen der Phanerogamen. Ebenda, Bd. 13, 1869.

Bredow H., Beitrag zur Kenntnis der Chromatophoren. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 22, 1891.

Czapek Fr., Über die Leitungswege der organischen Baustoffe im Pflanzenkörper. Diese Berichte, 1897.

Elfving F., Über die Einwirkung von Äther und Chloroform auf die Pflanzen. Finska Vetensk. Soc. Förhandl., Bd. 28, 886.

Engelmann Th. W., Bacterium photometricum. Ein Beitrag z. Phys. d. Licht- und Farbensinnes. Pflüger's Archiv für Physiologie, Bd. 30, 1882.

Famintzin A., Die Wirkung des Lichtes und der Dunkelheit auf die Verteilung der Chlorophyllkörner in den grünen Teilen von *Mnium* spc. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 6, 1867.

Frank B., Über die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle und deren innere und äußere Ursachen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 8, 1872.

Haberlandt G., I. Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig, Verl. Engelmann, 1905.

— II. Über den Einfluß des Frostes auf die Chlorophyllkörner. Österr. bot. Zeitschr., Bd. 26, 1876.

Josing E., Der Einfluß der Außenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Licht. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 36, 1901.

Kegel W., Über den Einfluß von Chloroform und Äther auf die Assimilation von *Elodea canadensis*. Diss. Göttingen, 1905.

Knoll Fr., Über netzartige Protoplasmadifferenzierungen und Chloroplastenbewegung. Diese Berichte, math.-naturw. Klasse, Bd. 117, Abt. I, 1908.

Küster E., I. Über den Einfluß von Lösungen verschiedener Konzentration auf die Orientierungsbewegungen der Chromatophoren. Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch., Bd. 23, 1905.

— II. Über den Einfluß wasserentziehender Lösungen auf die Lage der Chromatophoren. Ebenda, Bd. 24, 1906.

— III. Beitrag zur Physiologie und Pathologie der Pflanzenzelle (Bemerkg. üb. d. Bau der Chlorophyllkörner). Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 4, 1904.

Lidforss B., Über kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkern und Chromatophoren. Lunds Univ. Årsskr., N. F., Afd. 2, Bd. 4, No. 1. — Konigl. Fysiogr. Sällsk. Handl. N. F., Bd. 19, No. 1.

Linsbauer K., Untersuchungen über die Chloroplastenbewegung. Verhandlungen der Gesellsch. Deutscher Naturforscher und Ärzte. 80. Vers. zu Köln 1908. (Vorl. Mitt.)

Meyer A., Das Chlorophyllkorn. Leipzig, Verl. Engelmann, 1883.

Moore, Spencer Le., I. The influence of Light upon Protoplasmic Movement (Studies in veget. Biolog. III. und IV). Journ. of the Linn. Soc. Bot., Bd. 24, 1888. — Ausführliches Referat von Zander in Just's Bot. Jahresber., 1888, I. Bd., p. 641 ff.

— II. Photolysis in *Lemna trisulca*. Journ. of Bot., Bd. 26, 1888.

Oltmanns F., Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora, Bd. 75, 1892.

Pfeffer W., I. Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Unters. aus d. botan. Inst. zu Tübingen, 1886.

— II. Pflanzenphysiologie. II. Aufl., Leipzig 1897—1904.

Prillieux E., I. Mouvements de la chlorophylle dans les Selaginelles. C. r. de l'acad. d. sc., Bd. 78, 1874.

— II. Sur les conditions, qui déterminent les mouvements des grains de chlorophylle dans les cellules de *l'Elodea canadensis*. Ebenda, Bd. 78, 1874.

Pristley H. and Irving A., The Structure of the Chloroplast considered in Relation to its Function. Ann. of Bot. Bd. 21, 1907.

Puriewitsch K., Über die selbständige Entleerung der Reservestoffbehälter. Ber. d. Deutschen bot. Ges., 1896.

Richter K., I. Über Turgorsteigerung in der Atmosphäre von Narkotika. Lotos, Bd. 56, 1908.

— II. Verhandlungen der Gesellsch. Deutscher Naturforscher und Ärzte. 80. Vers. zu Köln. 1908.

Sachs J., Lehrbuch der Botanik. Leipzig 1868.

Schmidt P., Über einige Wirkungen des Lichtes auf Pflanzen. Diss. Breslau 1870. Zitiert nach Pfeffer (II).

Schröder H., Über die Einwirkung von Äthyläther auf die Zuwachsbewegung. Flora, Bd. 99, 1908.

Senn G., I. Die Dunkellage der Chlorophyllkörner. Verh. d. Schweiz. Naturf. Gesellsch. 87. Jahresvers. Winterthur 1904.

— II. Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren. Leipz.-Verl. Engelmann, 1908.

Stahl E., Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Bot. Ztg., Bd. 38, 1880.

Velten W., Aktiv oder passiv? Österr. bot. Zeitschr., Bd. 26, 1876.

Vouk V., Laubfarbe und Chloroplastenbildung bei immergrünen Holzgewächsen. Diese Berichte, Bd. 117, Abt. I, 1908.

Wiesner J., Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien, Verl. Hölder, 1892.

Figurenerklärung.

I*a*—VI*a*. Chloroplastenverschiebung auf der Oberseite einer Zelle aus dem akroskopen Blatteile von *Funaria* bei Übertragung aus diffusem Lichte in starkes Sonnenlicht.

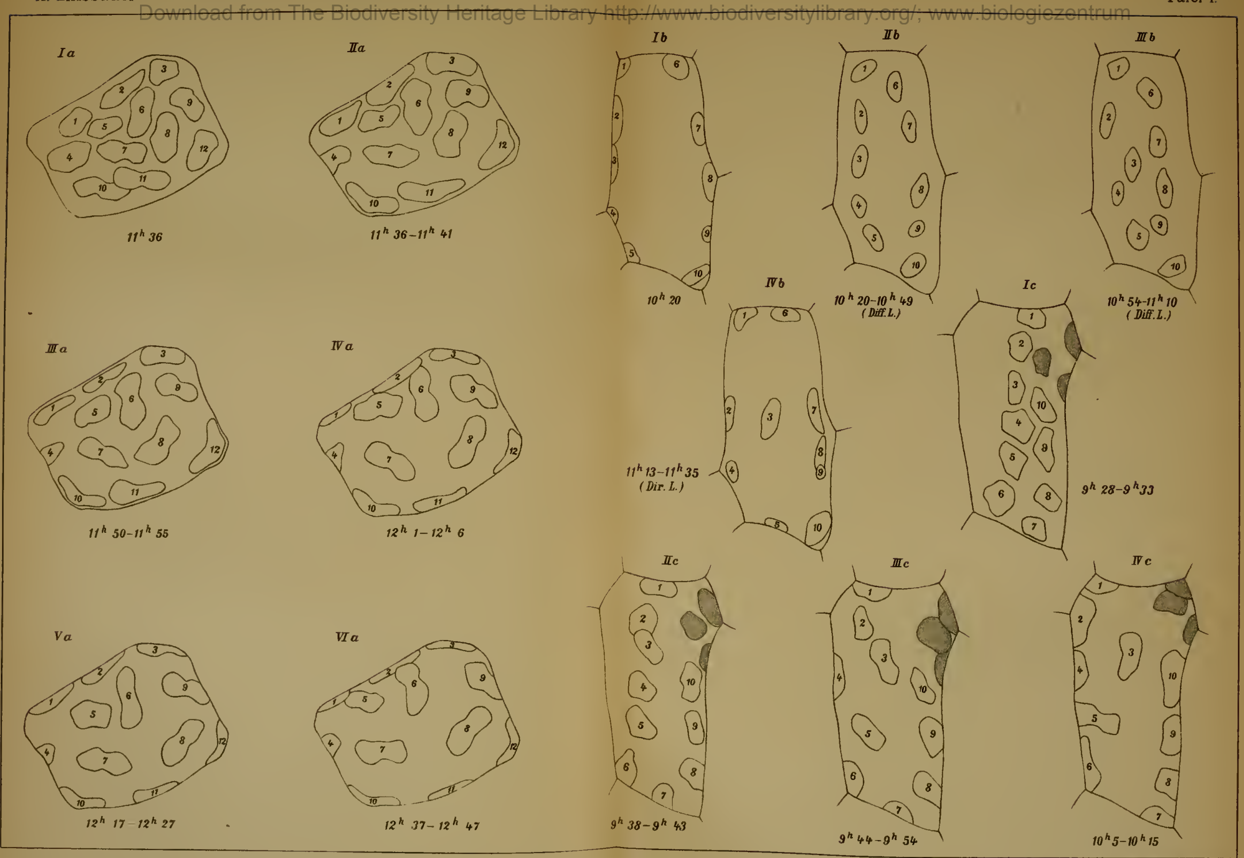
I*b*—IV*b*. Zelle aus dem basalen Blatteile von *Funaria*. Ausgangsstellung (I*b*) in negativer Apostrophe; II*b*, III*b* Übergang in Epistrophe infolge Einwirkung von diffusem Lichte; IV*b* Übergang in positive Apostrophe nach Insolation.

I*c*—IV*c*. Zelle aus dem basalen Blatteile von *Funaria*. Chloroplasten einseitig angehäuft. Stellungsänderungen bei direkter Insolation.

A—*D*. Lageänderung der Chloroplasten und Plasmastränge in einer basalen Blattzelle von *Funaria* bei Übertragung aus diffusem in direktes Licht.

m—*t*. Lageänderung der Chloroplasten und Veränderungen der Plasmastränge in einer Zelle aus dem mittleren Blatteil von *Funaria* bei Übertragung aus schwachem in starkes diffuses Licht.

Vergl. die genauere Figurenerklärung im Texte. Die Zahlen unter den Figuren geben die Zeit des Versuchsbeginnes, beziehungsweise die jeweilige Dauer des Beleuchtungswechsels an.



Ia
11^h 36
IIa
11^h 36–11^h 41
IIIa
11^h 50–11^h 55
IVa
12^h 1–12^h 6
Va
12^h 17–12^h 27
VIa
12^h 37–12^h 47
Ib
10^h 20
IIb
10^h 20–10^h 49
(Diff. L.)
IIIb
10^h 54–11^h 10
(Diff. L.)
IVb
11^h 13–11^h 35
(Dir. L.)
Ic
9^h 28–9^h 33
IIc
9^h 38–9^h 43
IIIc
9^h 44–9^h 54
IVc
10^h 5–10^h 15





Druck aus der k. k. Hof- u. Staatsdruckerei